



EESTI MAAÜLIKOOL

Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Magnus Lauringson

**PROLIFERATIIVSE NEERUHAIGUSE JA
SOOLEPARASIITIDE ESINEMINE SOOME LAHE
MERIFORELLIL (*Salmo trutta*)**

**PROLIFERATIVE KIDNEY DISEASE AND PARASITIC GUT
WORMS OF SEA TROUT (*Salmo trutta*) IN THE GULF OF
FINLAND**

Magistritöö

Vee- ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia õppekava

Juhendajad: Priit Päkk, PhD

Anti Vasemägi, PhD

Tartu 2018

Eesti Maaülikool		Magistritöö lühikokkuvõte	
Kreutzwaldi 1, Tartu 51014			
Autor: Magnus Lauringson		Õppekava: Vee- ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia	
Pealkiri: PROLIFERATIIVSE NEERUHAIGUSE JA SOOLEPARASIITIDE ESINEMINE SOOME LAHE MERIFORELLIL (<i>Salmo trutta</i>)			
Lehekülgi: 59	Jooniseid: 32	Tabeleid: 1	Lisasid: 2
Osakond/ Õppetool: VLI Vesiviljeluse õppetool ETIS-e teadusvaldkond ja CERC S-i kood: Bio-ja keskkonnateadused, B260 Juhendaja(d): Priit Päck, PhD; Anti Vasemägi, PhD Kaitsmiskoht ja -aasta: Tartu 2018			
<p>Parasiitidel on sageli oluline negatiivne mõju peremeesorganismi ellujäämusele ja konditsioonile. Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada sooleparasiitide ja proliferatiivse neeruhaiguse (PKD) haigustekitaja <i>T.bryosalmonae</i> levik ja arvukus Põhja-Eesti rannikult püütud meriforellides. Töös kasutatud andmestiku koostamisele aitasid kaasa harrastuskalastajad ning kutselised kalurid, kelle poolt kogutud materjal (159 kala) töötati läbi Tartus, Eesti Maaülikooli Vesiviljeluse õppetooli laboratooriumis. Kogutud materjali analüüsimisel selgus, et paelussi <i>E.crassumi</i>’ga on tabandunud 93,6% ning <i>T.bryosalmonae</i>’ga on nakatunud 45,6% valimist. <i>E.crassum</i>’i levik oli geograafiliselt homogeenne, kuid <i>T.bryosalmoae</i>’ga nakatunud kalu esines rohkem valimi ida-proovipunktides. Uuritud valimi puhul olulist seost <i>E.crassum</i>’i arvukuse ja kala konditsiooni vahel ei leitud. Soolise võrdluse osas selgus, et isastel kaladel esines mõlemat parasiiti rohkem. Parasiitide (koos)mõju kalade konditsioonile ei olnud märgatav. <i>E.crassumi</i>’ga tabandunud kalade osakaal 2017. a. valimis oli sama, mis 2016. aastal läbi viidud uurimustöös. On võimalik, et sesoonselt varieeruvad keskkonnatingimused pärsvad <i>E.crassum</i>’i elutsükli, mistõttu ei muutu infektsioon tõsiseks. Parasiitide arvukuse erinevus emaste ja isaste kalade hulgas võib olla tingitud sugude-vaheliste rändespetsiifika, toitumise ja füsioloogia eripäradest. <i>T.bryosalmonae</i> esinemist täiskasvanud meriforellides on seni vähe kirjeldatud. Võrdlemisi vähe on uuritud ka <i>E.crassum</i>’i esinemist meriforellides. Edasiste uuringute käigus võiks selguda, kas <i>E.crassum</i> pärineb magevee- või merekeskkonnast. Samuti on ebaselge, kas täiskasvanud kalad nakatuvad magevees viibides uuesti <i>T.bryosalmonae</i>’ga ning kas nakatunud meriforellid on võimelised haigust edasi kandma.</p>			
Märksõnad: meriforell, proliferatiivne neeruhaigus, <i>T.bryosalmonae</i> , <i>E.crassum</i>			

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Master's Thesis	
Author: Magnus Lauringson		Specialty: Applied biology of aquatic and terrestrial ecosystems	
Title: PROLIFERATIVE KIDNEY DISEASE AND PARASITIC GUT WORMS OF SEA TROUT (<i>Salmo trutta</i>) IN THE GULF OF FINLAND			
Pages: 59	Figures: 32	Tables: 1	Appendixes: 2
Department: Chair of Aquaculture Field of research and (CERC S) code: Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology, B260. Supervisors: Priit Pääk, PhD; Anti Vasemägi, PhD Place and date: Tartu 2018			
<p>Parasites often have serious effect on the condition and survival of their host. The purpose of present study is to evaluate the occurrence of proliferative kidney disease causative agent <i>T.bryosalmonae</i> and cestode <i>E.crassum</i> in sea trout populations of northern coast of Estonia. Research material (based on 159 fish) was gathered by recreational and professional fisherman. The material was examined in Tartu, in the laboratory of Chair of Aquaculture, Estonian University of Life Sciences. In total, 93,6% of the fish were infected with salmonid-specific cestode <i>E.crassum</i> and 45,6% of the fish were infected with the PKD causative agent <i>T.bryosalmonae</i>. There was no significant geographical heterogeneity in the distribution of <i>E.crassum</i>, but the probability of <i>T.bryosalmonae</i> infection increased with longitude and altitude. I also found that male trout showed higher <i>E.crassum</i> infection rate and higher probability of <i>T.bryosalmonae</i> infection. There was no important relation between abundance of <i>E.crassum</i> and condition of the fish. There was no significant effect of co-infection on the condition of the fish, although fish with highest number of cestodes were also infected with <i>T.bryosalmonae</i>. Higher number of fish with <i>T.bryosalmonae</i> from the north-eastern part of the coastline are consistent with the available distribution data of the parasite. Although sex-based differences in parasite infection rates might be explained through differences in migration, feeding and physiology of female and male sea trout, further research should be done regarding this issue. There are a few records of <i>T.bryosalmonae</i> infection in adult sea trout and if the infection can occur in adult life. It is also uncertain if adult sea trout can spread the PKD causative agent. As for <i>E.crassum</i>, it is possible, that the life-cycle of the cestode is inhibited because of variable seasonal temperatures of the region. Still further research should be made to clarify if the cestode originates from sea- or freshwater habitat. Also additional analysis needs to be carried out to evaluate if adult sea trout can spread <i>T.bryosalmonae</i> and the possibility of reinfection during adult life is uncertain.</p>			
Keywords: anadromous brown trout, sea trout, T.bryosalmonae, E.crassum, proliferative kidney disease			

SISUKORD

SISSEJUHATUS	6
1 KIRJANDUSE ÜLEVAADE.....	8
1.1 Meriforell (<i>Salmo trutta</i>)	8
1.1.1 Meriforelli sigimine ning varajane areng	8
1.1.2 Elu meres	9
1.1.3 Meriforelli toitumine	11
1.1.4 Meriforelli taastootmine ja majanduslik tähtsus.....	12
1.2 <i>T.bryosalmonae</i>	13
1.2.1 Proliferatiivne neeruhaigus	13
1.2.2 <i>T.bryosalmonae</i> elutsükel	14
1.2.3 <i>T.bryosalmonae</i> infektsioon	16
1.2.4 PKD esinemine Eesti forellijõgedes	17
1.3 <i>Eubothrium crassum</i>	18
1.3.1 <i>E. crassum</i> 'i elutsükel.....	18
1.3.2 <i>E. crassum</i> 'i infektsioon	19
1.3.3 <i>E. crassum</i> ja meriforell.....	20
1.3.4 <i>E. crassum</i> 'i morfoloogia	20
1.4 Parasitaarsed koinfektsioonid	21
3 MATERJAL JA METOODIKA.....	22
3.1 Proovide kogumine.....	22
3.1.1 Proovide kogumine harrastuskalastajate poolt	23
3.1.2 Proovide kogumine kutseliste kalurite poolt	24
3.2 Proovide parasitoloogiline uurimine	25
3.2.1 <i>T.bryosalmonae</i>	25
3.2.2 Sooleparasiidid	28
3.3 Statistiline andmetöötlus.....	30
4 TULEMUSED	31
4.1 Uuritud valimi iseloomustus.....	31
4.2 <i>E.crassum</i> 'i arvukuse analüüs	34
4.3 <i>T.bryosalmonae</i> esinemise analüüs	37
4.4 Muud leiud.....	42
5 ARUTELU	42
5.1 Uuritud valimi iseloomustus.....	42
5.2 <i>E. crassum</i> 'ga tabandumine	43

5.3 <i>T.bryosalmonae</i> esinemine	45
5.4 Koinfektsioon	47
KOKKUVÕTE	48
KASUTATUD KIRJANDUS	50
LISAD	57

SISSEJUHATUS

Meriforell ehk iherus (*Salmo trutta morpha trutta*) on ihaldatud püügiobjekt nii harrastuskalastajatele kui ka kutselistele kaluritele. Meriforell on anadroomne siirdekala, kes elab täiskasvanuna meres ja siirdub jõkke vaid sigimiseks. Kõige rohkem on Eestis forelli jaoks sobivaid kudejõgesid ning ojasid Põhja-Eesti rannikul. See loob eeldused, et antud piirkonna meriforelli arvukus on kõrge. Suur osa meriforelli püügist Eesti rannikumeres toimub selles piirkonnas ning ühtlasi on tegu tähtsa liigiga nii rekreatiivselt kui majanduslikult.

Kutseliste kalurite ning harrastuskalastajate andmetel leidub suuremal osal täiskasvanud meriforellidel soolestikes lintjaid parasiituse, 2016 aastal läbi viidud uurimuses selgus, et morfoloogiliste tunnuste alusel on tegu paelussiga *E.crassum*. Ei ole veel päris selge, kuidas antud tsestood täiskasvanud meriforelle mõjutab, kas *E.crassum* on magevee- või mereveepäritolu ning kas *crassum*'i levik on Põhja-Eesti rannikumeres geograafiliselt erinev. Samuti on viimasel ajal uuritud proliferatiivse neeruhaiguse (PKD) haigustekitaja esinemist forelli noorjärgudel Põhja-Eesti rannikul olevates kudejõgedes. Proliferatiivse neeruhaiguse põhjustajaks on limaeosloom *Tetracapsuloides bryosalmonae*, kelle üheks peremeheks on forelli noorjärgud. *T. bryosalmonae* proliferatsioon kala neerudes ning põhjustab mitmeid füsioloogilisi muutusi, mille tulemusena võib kala hukkuda. Sümptomiteks on tumenenud keha värvus, kõhu suurenemine, paisunud neerud ning intensiivne aneemia. 2009-2012 aastatel teostatud katsepüükide käigus uuriti 20 Eesti rannikujõe populatsioone, millest haigustekitaja leiti kümnes jões (Dash & Vasemägi 2014). Ühe indiviidi *T.bryosalmonae*'ga nakatumine võib toimuda mitmel järjestikusel suvel (Dash & Vasemägi 2014), siiski muutuvad kalad seejuures haigustekitajale resistentsemaks (Schmidt-Posthaus et al. 2013). Kuigi haigustekitaja patobioloogiat on põhjalikult uuritud, on võrdlemisi vähe teada *T.bryosalmonae* levikumustritest ning esinemisest lõpp-peremehes erinevates elutsükli etappides (Dash & Vasemägi 2014). Kahe erineva parasiidi koosseksisteerimine võib tekitada ka koinfektsioone või parasiitide vahelist antagonismi. Tavaliselt on koinfektsiooni mõju parasiitidele pärssiv, kuna peremeesorganismi ressursid on piiratud. Samuti võib tekkida otsene konkurents parasiitide vahel. Samas võib suhe olla ka mutualistlikum, näiteks võib tekkida olukord, kus sooleparasiitidega nakatunud kala ei suuda proliferatiivsest neeruhaigusest nii edukalt

taastuda, mis muudab koinfektsiooni edukamaks. Selle põhjuseks võivad olla erinevad immunoloogilised muutused peremeesorganismis, mis muudavad parasitaarsete koinfektsioonide kulgu.

Käesoleva töö eesmärgiks on kirjeldada *T.bryosalmonae* ning *E.crassum*’i infektsioonide intensiivsust ning ekstensiivsust Eesti põhjarannikult püütud täiskasvanud meriforellidel, sealhulgas hinnata infektsiooni (koos)mõju kalade üldisele konditsioonile. Töö kirjanduse ülevaate osa keskendub meriforelli, proliferatiivse neeruhaiguse haigustekitaja *T.bryosalmonae*, paelussi *E.crassum* ning koinfektsioonide kirjeldamisele. Materjali ning meetodika osas selgitatakse proovide kogumist, nende uurimist ja kogutud andmete analüüsimist. Tulemuste peatükis esitatakse tulemused graafiliselt. Arutelus konstrueeritakse võimalikke seoseid meriforelli füsioloogia ja käitumuslike eripärade ning haigustekitajate patobioloogia vahel, mis võivad saadud tulemusi selgitada.

Töös kasutatud andmed ning materjal koguti kutseliste kalurite ning harrastuskalastajate poolt 2014. aasta detsembrist 2017. aasta novembrini Põhja-Eesti rannikumerest püütud meriforellidelt. Kogutud materjal töötati läbi Tartus, Eesti Maaülikooli Vesiviljeluse õppetooli laboratooriumis. Allikatele viitamine ning bibliograafia on koostatud Oxfordi süsteemis. Tänan oma juhendajaid Priit Päkka ning Anti Vasemäge. Laboratoorseid töid aitasid läbi viia Lilian Pukk ning Kerli Haugjärv. Statistilist analüüsi aitas teostada Tanel Kaart. Proovide kogumisel olid abiks harrastuskalastajad ning kutseliste kalurite esindaja Lembo Pikamäe.

1 KIRJANDUSE ÜLEVAADE

1.1 Meriforell (*Salmo trutta*)

Meriforell on lõheliste seltsi, lõhelaste sugukonda kuuluv röövkala. Tegu on forelli (*Salmo trutta*) anadroomse vormiga, kes elab täiskasvanuna meres ning käib jões kudemas. Euroopas piirdub meriforelli looduslik levila põhja suunal Valge- ning Põhjamerega ning lõunapoolne levila Atlandi ookeanis Biskaia lahega (Klemetsen et al. 2003). Eestis on kõige rohkem forellile sobilikke kudejõgesid Põhja-Eesti rannikul. Meriforell koorub jões, kust rändab merre ning toitub seal suguküpsuse saavutamiseni (Kangur 2009). Forellide rühma põhivormiks peetakse kirjanduse andmetel anadroomset meriforelli, selle alamvormid – jõeforell (*Salmo trutta morpha fario*) ja järveforell (*Salmo trutta morpha lacustris*) on välja kujunenud hiljuti, viimasel jääajal (Rannak et al. 1983).

1.1.1 Meriforelli sigimine ning varajane areng

Anadroomse siirdekalanana koeb meriforell sügisel merre suubuvates vooluveekogudes, kus on tingimused sigimiseks ning marja ja noorkala arenemiseks. Eestis leidub kõige rohkem selliseid jõgesid Soome lahe vesikonnas, kus asub teadaolevalt 45 kudejõge (populatsiooni), millest 38 on looduslikud (ICES 2013). Meriforell koeb edukalt ka Liivi lahte suubuvates vooluveekogudes, samuti Saaremaa ning Hiiumaa loode- ja põhjarannikul (Kangur 2009). Meriforelli eduka sigimise üheks tingimuseks on kudealade kättesaadavus. Mitmetel jõgedel on inimtekkelised rändetõkked (näiteks Kunda jõgi, Vasalemma jõgi), looduslikud tõkked koprapaisude näol (näiteks Kaberla oja, Höbringi oja, Piirsalu jõgi) või ummistunud jõesuudmed (näiteks Kloostri jõgi). Enamik Eesti suurematest kudejõgedest on olnud või on ka praegu paisudega suletud. Ilmselt on see üheks asjaoluks, miks suuremates jõgedes käib kudemas vähem meriforelli kui väikestes jõgedes ning ojades (Kangur 2009).

Kuderänne algab sobiva veeseisu korral paljudesse suurematesse jõgedesse juba suveperioodil, väiksematesse jõgedesse ja ojadesse siirdub meriforell suve lõpus või

sügisel, kuna seal on ka veetemperatuuri kõikumised suuremad (Rannak et al. 1983). Meriforelli jõkke siirdumist soodustavad tugevad meretuuled ning veetaset tõstvad sademed. Peale tuulte vaibumist ning jõgedest voolava magevee osakaalu tõusmist rannikuvees siirduvad kalad jõkke, seega orienteerumiseks saadakse signaale merevee soolsusemuutusest. Juhul kui veetase langeb alla kriitilise piiri, kuderänne katkeb (Rannak et al. 1983).

Meriforelli tähnikud laskuvad merre pärast 1-4 aastast jões kasvamist, kõige arvukam merre laskumine toimub kaheaastaselt (Rannak et al. 1983). Samas on leitud, et smoltifitseerumine sõltub pigem noorjärede suurusest ja arengust kui vanusest (Bohlin et al. 1996). Samuti on leitud, et mõnes väikeses populatsioonis toimub laskumine väga varakult. Näiteks Gotlandil asuva Aräni oja forellivastsed laskuvad merre juba 3 kuu vanuselt, olles kõigest 3 cm pikkused (Landergrén 2001). Selle põhjuseks on ilmselt väikeste ojade ebastabiilsed hüdroloogilised tingimused (Klemetsen et al. 2003). Noorkalad on jões viibides tumedad, laskumisel muutub nende värvus hõbedaseks, nagu on iseloomulik täiskasvanud kaladele. Merre siirdumise eel toimub tähnikute muutumine smoltideks – lisaks värvitooni muutusele keha saleneb, sabauim ning selle sälg suureneb, see on ettevalmistus mere-eluks. Laskumine leiab aset tavaliselt aprilli lõpust juuni teise pooleni ning toimub üldiselt öisel ajal, kõrgperioodil ka päeval. Laskunud tähnik hakkab meres aktiivselt toituma ning kasvab tempokalt (Rannak et al. 1983).

Meriforellid saavutavad suguküpsuse üldjuhul peale kolme meres veedetud eluaastat. Paljudes jõgedes saavutavad 30-40% isastest noorkaladest suguküpsuse juba kahe- või kolmesuviselt enne merre siirdumist. Lisaks sellele on dokumenteeritud, et mõned neist kaladest merre ei laskugi, vaid jäävad jõkke elama. Sama seaduspära kehtib ilmselt ka emaste forellide kohta (Kangur et al. 2003), kuid isastel on selleks suurem eelsoodumus (Jonsson 1985).

1.1.2 Elu meres

Suurema osa elust veedavad täiskasvanud meriforellid meres. Kuigi enamik Soome lahe meriforellidest sooritab lühikesi, kuni 80 km pikkuseid toitumisirändeid, võivad mõned isendid sattuda isegi kuni 500 km kaugusele kodujõest. On tõendatud, et Läänemeres

esineb kahe toitumisrände tüübiga meriforelle: 1) pika toitumisrändega ning 2) paikne vorm. Paikne vorm asustab kirjanduse andmetel Läänemere põhja- ja lõunaosa, pikema toitumisrändega populatsioonid pärinevad peamiselt Rootsi ranniku jõgedest (Rannak et al. 1983). Kusjuures emastel kaladel on suurem soodumus pikemaks toitumisrändeks (Klemetsen et al. 2003)

Täiskasvanud meriforell on korduvkudeja (Rannak et al. 1983). Kuigi kirjanduse andmetel koeb enamik meriforellidest oma lühikesest toitumis- ja sigimiserändest tulenevalt igal aastal (Rannak et al. 1983), siis harrastuskalastajate andmetel tabatakse merest kudeajal suurel hulgal täiskasvanud meriforelle, kes ei ole sigima läinud. Kuigi on tõenäoline, et antud kalad ei ole veel kordagi kudemas käinud, ei saa välistada, et kudemine jääb mõnel aastal vahele.

Suguküpseks saab meriforell peale merre laskumist paari aastaga. Üldiselt siirduvad kolmandal eluaastal merre laskunud kalad kudema peale kaheaastast meres viibimist, aasta varem laskunud kalad peale kolmeaastast mere-elu (Rannak et al. 1983). Täiskasvanud meriforellid koevad üldiselt oma sünnijões, selle ülesleidmiseks on kaladel kasutada haistmismeel ning lõhnamälu. Kodujõgi leitakse üles kudepaigast merre kandunud lõhnade komplekti abil, kus kaltsiumi- ning teiste ionide kõrval on tähtsaks indikaatoriks ka kohalikku biotoopi iseloomustavad bioloogilised lõhnad (Rannak et al. 1983). Kusjuures osa täiskasvanud kaladest ei lasku peale sigimist tagasi merre, vaid jäävad kudejõkke talvituma. See on eriti tavaline suurtes jõgedes, kus täiskasvanud kaladele on sügavamates jõelõikudes ruumi isegi jääkatte tekkides. On leitud, et näiteks Rootsi Piteälveni ning Vindelävläni jõgedes jääb talvituma 89 – 100% kudenud meriforellidest, kusjuures talvitumisprotsendile võivad positiivset mõju avaldada ka suured rändetõkked. Talvitunud kalade merre laskumine algab 5° C veetemperatuuri juures, kõrghetk on 10-11° C ning laskumine võib kesta kuni 14° C veetemperatuurini (Östergren & Rivinoja 2008). Samuti on leitud, et paljudes anadroomsetes populatsioonides esineb märgatav seksuaalne dimorfism, kus emaseid forelle on 1.5 korda isastest rohkem (Jonsson 1985), selle põhjuseks on isaste kalade suurem soodumus jääda paikseks ning mitte merre laskuda. Emaste kalade reproduktsioonivõime tõuseb kehamassi kasvuga (Klemetsen et al. 2003) ning seetõttu on neil tõenäolisem kohastumus siirduda anadroomsele toitumisrändele (Jonsson et al. 2001). Siiski ei pruugi see nii olla igas populatsioonis. Näiteks väikestes kudejades, kus ei ole tingimusi paikseks eluks, võib sugude vahetõkk olla isegi

vastupidine (Rubin et al. 2004). Samuti viibivad emased kalad isastest pikemalt toitumisrändel ning tõusevad jõgedesse hiljem sigima, mistõttu võib isaste kalade kudemisrände mageveefaas mõnevõrra kauem kesta (Berg & Berg 1989).

Suurimad Eesti vetest tabatud meriforellid jäävad kaalult 10 kg lähedale. Suurim dokumenteeritud isend oli 116 cm pikk ning 11,4 kg kaalunud emane kala, kes püüti 1938. aasta sügisel Keila jõest. Vanus on määratud näiteks 1938. aastal Vääna jõest tabatud isasel kalal, kes kaalus 6,5 kg ning oli 9 aastat vana. Samas võib esineda isendeid, kelle kaalu ning vanuse suhe on hoopis teistsugune. Samast jõest aasta varem tabatud isane meriforell kaalus 8,5 kg ning mõõdetud täispikkusega 87 cm oli 5 aastat vana. Antud kala tuli sigima esmakordselt. Olles peale esimest jõe-elu aastat merre laskunud, oli tal piisavalt aega meres intensiivselt toituda, et esimeseks sigimisirändeks antud kaal saavutada (Rannak et al. 1983).

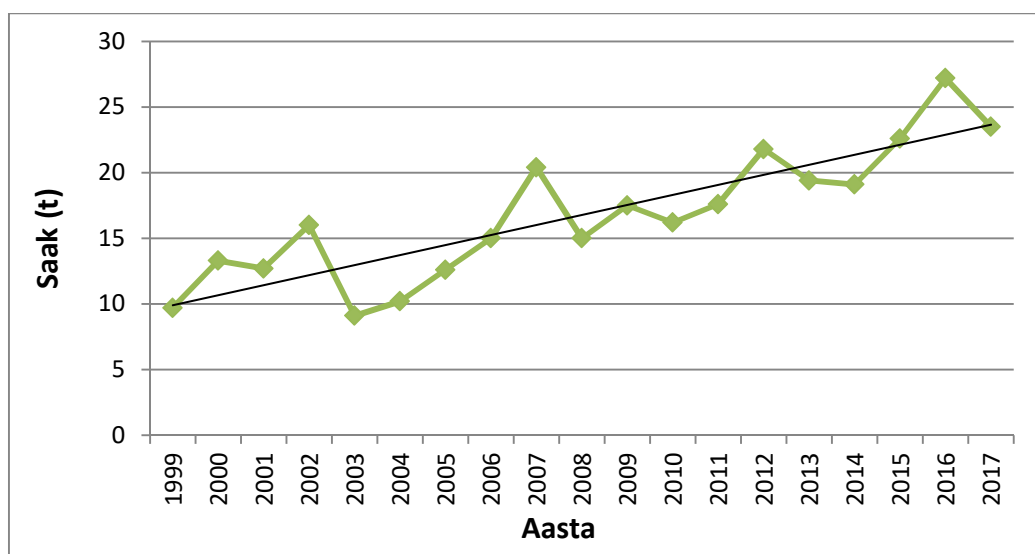
1.1.3 Meriforelli toitumine

Forellimaimude põhitoiduks on peamiselt väiksed putukavastsed ja kirpvähilised (Klemetsen et al. 2003). Kasvades hakatakse toituma ka suurematest toiduobjektidest, nagu putukavastsed seltsidest *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Simuliidae* ja *Trichoptera* (Steingrimsson & Gislason 2002). Merre laskudes alustavad smoldid koheselt aktiivset toitumist. Peamisteks saakobjektideks on koorikloomad, hulkharjasussid, väiksemad kalad ning veepinnal olevad putukad (Knutsen et al. 2001). Forellidel, kes smoldina merre laskudes kiiremini suuremate saakobjektide peale orienteeruvad, on kalduvus pelaagiliseks toitumisrändeks. Sellise toitumisstrateegia puhul on ka kalade kasv intensiivsem. Üheks tõukavaks jõuks avavette siirdumisel võib olla kala kasvuga seotud suurenenud energiavajadus ning samaaegne toiduobjektide nappus rannikumeres (Klemetsen et al. 2003). Toidubaas erineb ranniku- ning avameres, pelaagilisel toitumisrändel olevate meriforellide toidubaas koosneb suures osas räimest (Rikardsen & Amundsen, 2005). Samuti on toidubaas sesoonselt erinev. Koorikloomade osakaal on suurem kevadperioodil ning väikesed kalad domineerivad toidubaasis sügisel. Kusjuures kõige intensiivsem toitumine toimub meres kevadel ning varasuvel (Klemetsen et al. 2003). Kuderändele siirduvad meriforellid toituvad intensiivselt meres suve lõpuni/ varasügiseni, samuti sigimisirände esimeses faasis magevees. Peale seda langeb toitumisaktiivsus drastiliselt

(Jonsson & Gravem 1985), kusjuures emased meriforellid toituvad kuderändel intensiivsemalt kui isased kalad (Elliott 1997).

1.1.4 Meriforelli taastootmine ja majanduslik tähtsus

Meriforelli kasvatamine Eestis on toimunud ainult tema taastootmise eesmärgil. Iherusel on suur tähtsus nii harrastus- kui ka töönduspüügis. (Kalakasvatusliku taastootmise... 2017) Näiteks 2016. aastal püüti 27,2 tonni meriforelli, 1999. aastal 9,7 tonni (Lõhe ja meriforelli... 2017). Viimase viieteistkümne aastaga on saagikus tõusnud rohkem kui poole võrra (joonis 1). Lisaks on meriforell ka piiriülese tähtsusega liik, näiteks 14-15% Eesti põhjarannikult pärit meriforellist püütakse välja Soome lahe põhjarannikult. (Koljonen et al. 2014)



Joonis 1: Meriforelli saagikus tonnides (kutseline ja harrastuspüük) 1999 – 2017 (Keskkonnaministeerium).

Keskkonnaministri poolt kinnitatud “Riiklikku kaitset vajavate ja ohustatud kalaliikide kaitse ja kalavarude taastootmise programmi 2002–2010” põhjal oli meriforelli asustamine vajalik nii liigi säilitamise kui püügivõimaluste loomise eesmärgil. Asustamisega alustati Põhja-Eesti rannikujõgedes 2001. aastal. RMK Põlula Kalakasvanduse asustusmaterjal pärines Selja, Pudisoo, Mustoja ning Kunda jõe kaladelt. 2005. aastal loodi kaheaastastest Mustoja ning Pudisoo kaladest Põlulasse ühendsugukari, kuhu hiljem lisandusid Kunda jõe

kalad (Kalade taastootmise... 2012). Kuna meriforellivarud on hetkel rahuldavas seisukorras, kaotati RMK Põlula Kalakasvandusest forelli sugukari ning viimane asustamine toimus 2017. aasta kevadel Pudisoo jõkke. Siiski on võimalik, et varude halvenemisel taasluuakse sugukari ning alustatakse asustusmaterjali tootmisega (Kalakasvatusliku taastootmise... 2017).

Hiiu- ning Läänemaa meriforelli varudele on positiivselt mõjunud Öngu kalakasvatuses taastoodetud kalade asustamine. Alates 1993. aastast on meriforelli noorjärke asustatud nii Hiiumaa rannikumerre, Öngu jõkke, Vanajõe jõkke ning 2002. aastast ka Läänemaa jõgedesse. Ebastabiilsete olude tõttu Hiiumaa jõgedes ning konkurentsi vältimiseks loodusliku populatsiooniga on kala asustatud ka rannikumerre. Öngu kasvandus on kasutanud meriforelli paljundamiseks peamiselt Öngu ojast püütud sugukalu, suur osa neist on vastavalt märgistusele sama kasvanduse päritoluga (Kalade taastootmise... 2012). Kuigi Öngu kalakasvatus lakkas töötamast 2014. aastal ning prognooside põhjal peaks Hiiu- ning Saaremaa saagid olema langustrendis, on viimastel aastatel antud regioonist saadud rekordilisi forellisaake (Lõhe ja meriforelli... 2017).

1.2 *T.bryosalmonae*

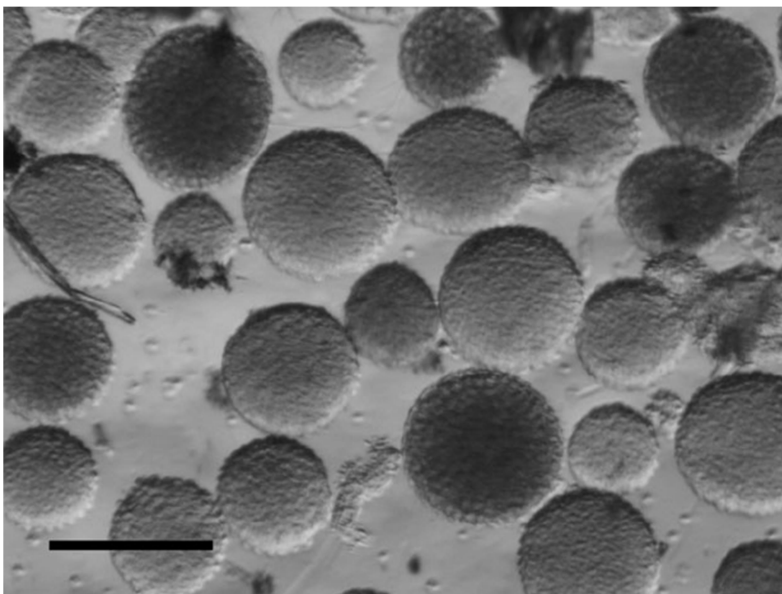
1.2.1 Proliferatiivne neeruhaigus

Proliferatiivne neeruhaigus (PKD – *proliferative kidney disease*) on parasitoloogiline haigus, mis ohustab lõhilasi nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas (Feist et al. 2002). Proliferatiivse neeruhaiguse haigustekitajaks on limaeosloom *Tetracapsuloides bryosalmonae*, kelle vaheperemeheks on magevee sammalloomad (Okamura et al. 2011) perekondadest *Plumatella* ja *Fredericella* (Okamura & Wood 2002). Sammalloomad eritavad veekeskkonda haigustekitajaga spoore, mis tungivad läbi lõpuste (Morris et al. 2000, Grabner & El-Matbouli 2010) või läbi epiteelkoe kalade vereringesse (Longshaw et al. 2002). PKD on suureks ohuks forelli noorjärgudele (Dash & Vasemägi 2014), haigustekitajad jõuavad väliskeskkonnast kala neerudesse, kus need hakkavad paljunema (proliferatsioon) (Feist et al. 2001). Sümptomiteks kala haigestumisest on tumenenud keha värvus, kõhu suurenemine, paisunud neerud ning intensiivne aneemia (Hedrick et al. 1993). Proliferatiivset neeruhaigust on esimest korda kirjeldatud 20. sajandi alguses ning

selle põhjustajana identifitseeriti limaeoslased 25 aastat tagasi (Kent & Hedrick, 1985). 1999. aastal avastati, et üheks peremeheks on magevee sammalloomad (Anderson et al. 1999). Ühtlasi määrati haigustekitaja ning identifitseeriti uus limaeosloomade klass (*Malacosporea*) (Canning et al. 2000), kes parasiteerivad magevee sammalloomades. Limaeosloomad on selgroogsete ja selgrootute endoparasiidid. Mõned neist on äärmiselt patogeensed kaladele, põhjustades muutusi koestruktuuris ning mitmeid haigusi, nagu näiteks pöörlemistõbi ja keratomükoos (Feist & Longshaw, 2006).

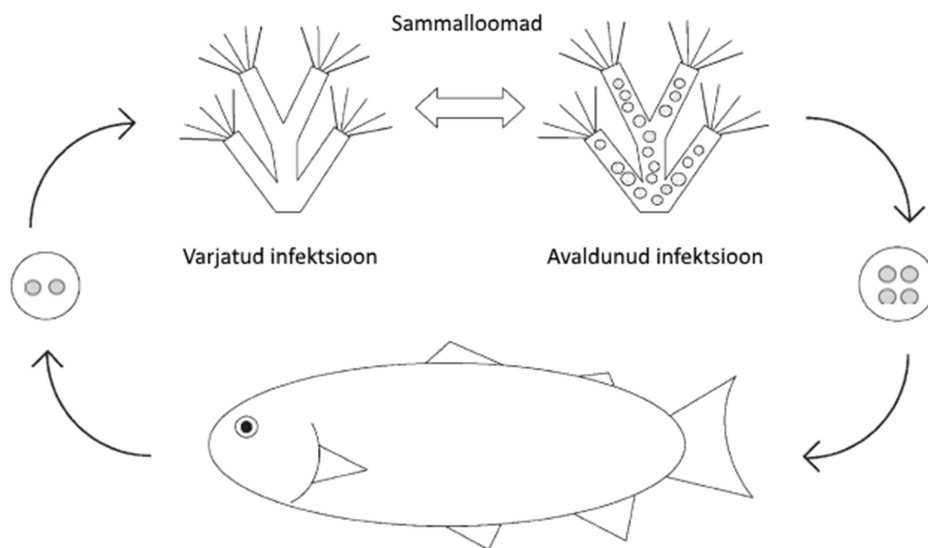
1.2.2 *T.bryosalmonae* elutsükkel

Sammalloomade identifitseerimine haigustekitaja ühe peremehena on aidanud paremini mõista *T. bryosalmonae* elutsüklit. Magevee sammalloomad on bencilised, koloniaalsed filtreerijad, kes paljunevad pungumise teel. *T.bryosalmonae* seondub esmalt ainuraksena sammallooma kehaõõnsusesse, see on infektsiooni varjatud faas. Edasise avaldunud infektsiooni käigus arenevad hulkraksed, kuni 350 µm läbimõõduga eoskotid (joonis 2), mis proliferuevad sammallooma kehaõõnsuses (Morris & Adams, 2007). Eoskottides tekivad läbi meioosi kuni 20 µm läbimõõduga spoorid (Canning et al. 2000), mis koosnevad kahest amöboidsest rakust ning neljast polaarsest kapslist. Üks 350 µm eoskott kannab endas 2800 kuni 4000 spoori (Martin et al. 1997).



Joonis 2: *T.bryosalmonae* spoorid sisaldavad eoskotid. Mõõtkava = 350 µm (Okamura et al. 2011).

Sammalloomade poolt vette väljutatud spoorid kinnituvad kalade lõpuste või naha külge ning tungivad amööbsete rakkude abil läbi koe vaskulaarsüsteemi (Longshaw et al. 2002), mille kaudu jõuavad neerudesse, kuid võivad prolifereeruda ka teistes organites. Sporogoonia tulemusel paljunevad veres haigustekitaja rakud enne neerukoes prolifereerumist, sporogoonia jätkub ka neerudes, kutsudes esile põletikulise reaktsiooni ning neerukoe kahjustuse (Feist & Longshaw, 2006). Neerukoes arenevad spoorid pseudoplasmas edasi, koosnedes ühest amööbsest rakust ning kahest polaarkapslist (Morris & Adams, 2008). Läbi uriini jõuavad spoorid jälle väliskeskkonda (De Kinkelin et al. 2004), olles võimelised sammalloomi nakatama (Grabner & El-Matbouli, 2008). *T.bryosalmonae* elutsüklit kirjeldab joonis 3.



Joonis 2: *T.bryosalmonae* elutsüklil. Kala poolt väljutatud kahe polaarkapsliga spooriga tabandub sammalloom. Varjatud infektsiooni käigus jõuab haigustekitaja spoor sammallooma kehaõõnsusse, kus avaldunud infektsiooni käigus prolifereerub. Eoskottides tekivad nelja polaarkapsli ning kahe amöboidse rakuga spoorid, mis väljutatakse vette ning läbi lõpuste ja epiteelkoe kala vereringesse jõuavad. Neerukoes tekivad sporogoonia käigus uued, kahe polaarkapsli ning ühe amöboidse rakuga spoorid, mis uriiniga vette väljutatakse (Okamura et al. 2011).

PKD esinemisele mõjub positiivselt veetemperatuuri tõus (Okamura et al. 2011), samuti on leitud, et eutrofeerumine võib haiguspuhangute puhkemisele kaasa aidata (Hartikainen et al. 2009). PKD haiguspuhangud tekivad tavaliselt suvel või varasügisel, kui

veetemperatuur on üle 15 kraadi (Ferguson & Ball 1979). Kuigi PKD patobioloogiat on põhjalikult uuritud, on võrdlemisi vähe uuritud PKD levikumustreid ning esinemist lõpp-peremehes erinevates elutsükli etappides (Dash & Vasemägi 2014).

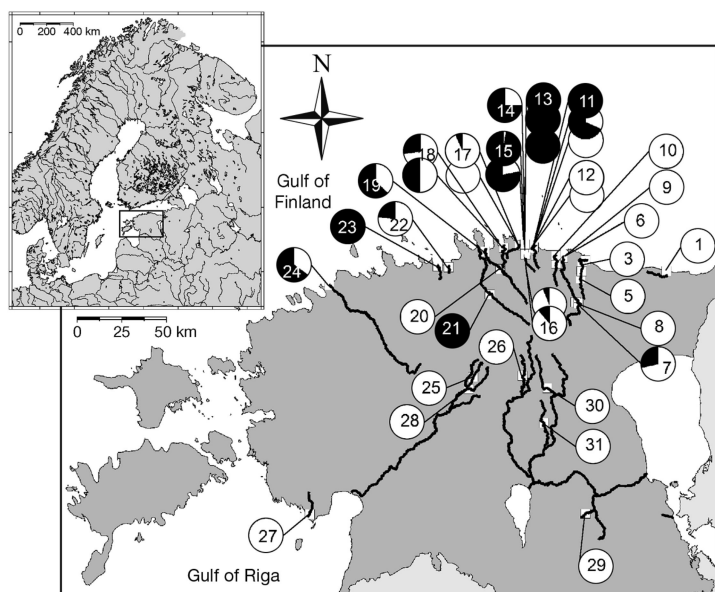
1.2.3 *T.bryosalmonae* infektsioon

Tänu parasiidi arengule tekkiva proliferatiivse ja põletikulise immuunvastuse tõttu tekib peremeesorganismis neerude ning põrna hüperplaasia (Hedrick et al. 1993) ehk limaskesta paksenemine. Kuna peremeesorganismi immuunvastus on alla surutud madalal temperatuuril (Le Morvan et al. 1998), on PKD arenemine sõltuvuses temperatuurist. PKD puhangu ajal on immuunsüsteemi reguleerivate tsütokiinide produktsioon madal ning ühtlasi toimuvad patoloogilised muutused neerukoos – lümfotsüütide arvu suurenemine, granulamatoossed haiguskolded ning neerude atroofia (Chilmonczyk et al. 2002). Lisaks on pärsitud granulotsüütide aktiivsus, mistõttu tõuseb bakteriaalhaigustesse nakatumise oht (Chilmonczyk et al. 2002), seda eriti veetemperatuuride tõustes, mil suureneb ka teiste patogeenidega nakatumine (Okamura et al. 2011). Siiski näitavad vikerforellidega teostatud laborikatsed, et *T.bryosalmonae* infektsioon võib olla letaalne ka ilma teiste haigustekitajateta, seega võib *T.bryosalmonae* ka iseseisvalt kala surma põhjustada (Bettge et al. 2009). Laborikatsete ning välitööde käigus on selgunud, et *T.bryosalmonae* infektsioon muutub kliiniliseks 12-18° C veetemperatuuri juures (Clifton-Hadley et al. 1986) ning veetemperatuuride vähenemine pidurdab haiguse kulgu (Bettge et al. 2009). Infektsioon on kõige intensiivsem suveperioodil (Wahli et al. 2002). Kliinilised tunnused tekivad vara-ning hilissuvel 8 nädalaga, kesksuvel võib see aega võtta 4-5 nädalat (El-Matbouli & Hoffmann 1994). Ühtlasi on haiguse kulg kõrgema veetemperatuuri juures letaalsem, 5-10 °C juures hukkub 5–10% kaladest, 18 °C veetemperatuuriga 80-90% kaladest (Bettge et al. 2009). Infektsiooni üle elanud forellidel tekib järgmiseks suveks haigusega nakatumise suhtes teatav immuunsus, samuti on leitud, et forelli noorjargud, kes *T.bryosalmonae*’ga ei nakatu, võivad seda teha hilisemas elustaadiumis (Hendrick et al. 1986). Kuigi on vähe viiteid sellele, et *T.bryosalmonae* nakkusega kalad suudavad hilisemas eas haigustekitaja spoore eritada, on leitud, et hilisemas eas esineb kaladel *T.bryosalmonae* infektsiooni subkliiniline (varjatud) faas. See võib viidata sellele, et spooride produktsioon toimub ka hilisemas eas (Okamura et al. 2011). Kala võime haigustekitajat elimineerida sõltub mitmest faktorist, nagu veetemperatuur, koinfektsioonid

ja vanus (Abd-Elfattah et al. 2014). Sporogoonia võib kesta sobivates tingimustes vähemalt 1 aasta peale haigustekitajaga nakatumist (Foott & Hedrick 1987). Siiski ei ole selge varjatud infektsiooni patobioloogia. Teadaolevalt eritavad forellid *T.bryosalmonae* spooresubkliinilise infektsiooni faasis 2 aastat peale esmast haigustekitajaga nakatumist, kusjuures spoorid on suutelised põhjustama infektsiooni sammu loomas (Abd-Elfattah et al. 2014). Seega on võimalik, et nakatunud meriforellid võivad olla hilisemas eas *T.bryosalmonae* edasikandjad.

1.2.4 PKD esinemine Eesti forellijõgedes

PKD haigustekitaja *T.bryosalmonae* esinemist Eesti forellipopulatsioonides on viimastel aastatel uurinud prof. Anti Vasemäe uurimisrühm. 2009-2012 aastatel teostatud katsepüükide käigus uuriti 20 Eesti rannikujõe populatsiooni, millest *T.bryosalmonae* leiti kümnes jões (joonis 4).



Joonis 4: *T.bryosalmonae* geograafiline levik ning esinemise määr Soome lahe meriforellipopulatsioonides 0+ kalade näitel. Must ja valge osa sektordiagrammis näitavad nakatunud ja nakatumata kalade suhet, osaliselt kattuvad diagrammid viitavad kordusproovidele samas asukohas. 1 – Pühajõgi, 2/3/4/5 – Pada jõgi, 6/7/8 – Kunda jõgi, 9/10 – Toolse jõgi, 11/12 – Vainupea jõgi, 13/14/15/16 – Mustoja jõgi, 17 – Altja jõgi, 18 – Võsu jõgi, 19/20 – Loobu jõgi, 21 – Valgejõgi, 22 – Kuusalu oja, 23 – Valkla oja, 24 – Keila jõgi, 25 – Vodja jõgi, 26 – Preedi jõgi, 27 – Männiku oja, 28 – Esna jõgi, 29 – Tatra jõgi, 30 – Onga jõgi, 31 – Kaave jõgi (Dash & Vasemägi 2014).

Uuringu käigus püüti ja analüüsiti 984 forelli, peamiselt 0+ ja 1+ vanuserühmadest. *T.bryosalmonae* infektsioon esines 524 kalal (53,25%) ning kümnes jões. Samuti leiti, et uuritud jõgedes oli *T. bryosalmonae* vaheperemeheks sammalloom *Plumatella fungiosa* (Dash & Vasemägi 2014).

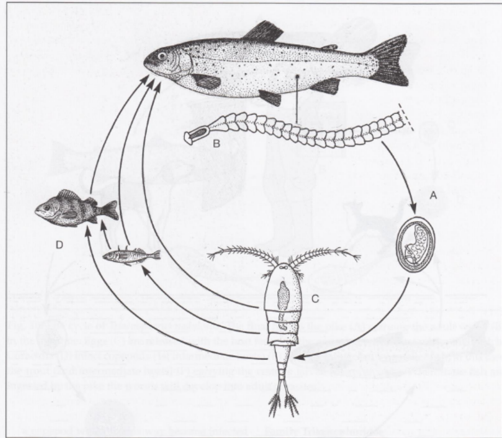
1.3 *Eubothrium crassum*

Eubothrium’i perekonda kuulub 10 liiki paelusse (Kralova et al. 2000). Nendest kaks – *Eubothrium crassum* ning *Eubothrium salvelini*, kes esinevad lõhelistel, võivad mõjuda peremeesorganismi konditsioonile negatiivselt (Bristow & Berland 1991). *Eubothrium salvelini* esineb ainult magevees, siiski suudab ta soolases vees mõnda aega vastu pidada (Kristoffersen 1995). Kirjanduse andmetel on kirjeldatud 3 *Eubothrium crassum*’i vormi: mageveevorm, kes parasiteerib ainult forellil (*Salmo trutta*) ning kaks soolase vee vormi, kes parasiteerivad ka lõhel (*Salmo salar*) Põhja-Atlandi regioonis (Bristow & Berland, 1991). Anadroomne meriforell võib *E.crassumi*’ga tabanduda nii mage- kui merevees. Samuti on täheldatud, et samaaegselt võib meriforellide soolestikus elada paelussi mage- kui ka mereveevorm, paiknedes täpsemalt püloorilistes ripikutes. Siiski on leitud, et *E.crassum*’i mageveevorm ei suuda forelli soolestikus suguküpseks areneda (Mitchell 1993). Soolestikus viibides toituvad paelussid seedekulglas, vähendades peremeesorganismile saadaolevat toidu hulka. Suureneb peremehe energiavajadus ning samuti võib langeda kala konditsioon (Buchmann et al. 2009).

1.3.1 *E. crassum*’i elutsükel

Täiskasvanud tsestodid vabastavad kala soolestikku tuhandeid mune, mis väljutatakse koos ekskrementidega väliskeskkonda. Munad sisaldavad juba väljaarenenud embrüot. Vees olles ujuvad need vabalt ringi, kuni süüakse ära aerjalgsete vähkide poolt või satuvad otse peremeesorganismi. Aerjalgsed vähid on *E.crassum*’i esimeseks ja võimalik, et ka ainukeseks vaheperemeheks (Mitchell 1993). Vaheperemehe areneb munast vastne ehk plerotserkoid. Lõpp-peremees nakatub otse vaheperemeest (aerjalgset vähki) süües või läbi

teisese vaheperemehe. Viimasel juhul toitub paelussi vastsetega nakatunud aerjalgsest näiteks räim, kelle abil jõuab *E. crassum* meriforelli. Lõpp-peremehes kinnitub vastne pülooorilise ripiku seinale külge, kus areneb täiskasvanuks (Mitchell 1993). *E. crassum*’i elutsüklit kirjeldab joonis 5.



Joonis 5: *Eubothrium crassum*’i arengutsüklil. Kalade seedetraktis vabaneb vette tuhandeid paelussi mune (A, B), kus need süüakse ära aerjalgsete vähkide poolt (C). Vaheperemees satub otse või läbi teise vaheperemehe lõpp-peremehe organismi (D) (Buchmann et al. 2009).

1.3.2 *E. crassum*’i infektsioon

E. crassum’i infektsioon ei ole üldiselt lõpp-peremehele surmav, siiski võib suur paelusside hulk soolestikus pidurdada kala kasvu ning arengut (Mitchell 1993). Kirjanduse andmetel on suurimaks leitud tsestoodide koguseks ühe forelli soolestikus olnud 1700 isendit. Arvukuseks, mis avaldab tõsist mõju kala konditsioonile, loetakse keskmiselt 500 isendit (Mitchell et al. 1993). Uuringud *E. crassum*’i mõjudest peremeesorganismile on näidanud, et lisaks tüsedusindeksi vähenemisele väheneb ka punaverelibledede arv ning hemoglobiinitase. Mida suurem on täiskasvanud paelusside arv peremeesorganismis, seda suurem on hemosideriini (rauda sisaldav pigment kudedes) tase. Sellised muutused viitavad hemolüütilisele aneemiale ehk kehvvveresusele. Juhul kui peremehe pülooorilistes ripikutes on suur hulk täiskasvanud paelusse, võib invasioon soolesulguse tagajärjel lõppeda kala surmaga (Mitchell 1993). Muudatused verestruktuuris võivad mõjutada kala

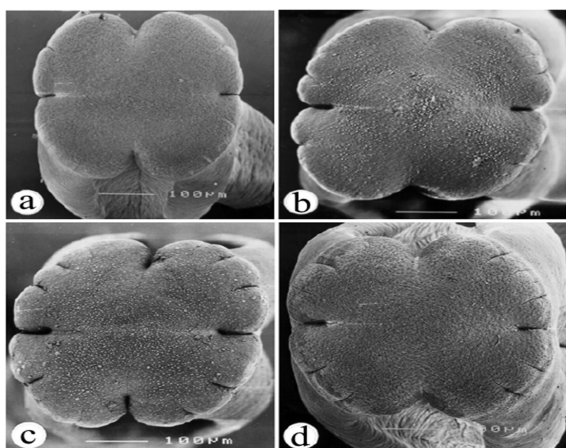
konditsiooni, peamiselt raua ladestumine vereringes toob kaasa tüsedusindeksi langemise (Bristow & Berland, 1991).

1.3.3 *E. crassum* ja meriforell

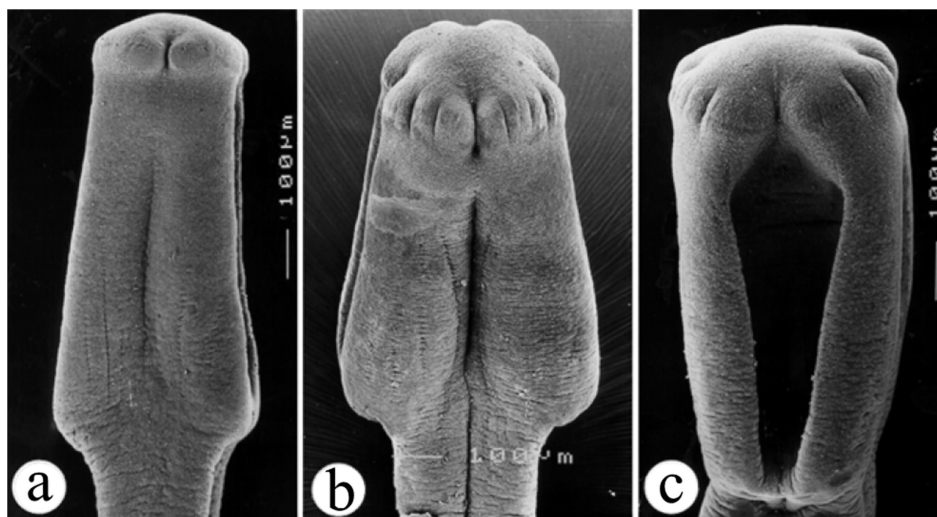
Eubothrium crassum'i esinemist meriforellipopulatsioonides on vähe kirjeldatud. Ühe Iirimaa rannikul läbiviidud uuringu põhjal (Fahy 1979) on selgunud, et *crassum*'i arvukus meriforellides muutub sesoonselt. Maksimum saavutatakse tavaliselt suvel ning paelusside arv on minimaalne külmal ajal. Eeldatakse, et täiskasvanud meriforellid on tabandunud peamiselt *E. crassum*'i merevee vormiga. Merre laskunud noorkaladelt on leitud ainult plerotserkoide ning väljaarenemata tsestode, mis viitavad sellele, et parasiidid ei ole mageveepäritolu. Kuderändel võivad osad paelussid magevees ellu jääda ning jätkata kasvamist. *Crassum* areneb plerotserkoidist täiskasvanuks ühe aastaga ning kasvamine jätkub vähemalt kaks aastat. On leitud, et parasiitusside hulk meriforellides pigem kahaneb kala kasvades, mis võib olla otseses seoses tema anadroomse kuderändega, mis võib merekeskkonnast pärit tsestodide elutegevust pidurdada (Fahy 1979).

1.3.4 *E. crassum*'i morfoloogia

E. crassum'i maksimaalpikkuseks on kirjanduse andmetel 75 cm. Tsestoodi skooleks (päis) on piklik, esilekerkiva ning kumera apikaaldiskiga, millel on iseloomulikult vähemalt 4 vagumust (joonis 6a-d) ning kahe pikliku lõuaga (joonis 7c). Skooleksi külgmisel poolel on kaks madalat süvendit (joonis 7a-b).



Joonis 6: elektronmikroskoobi foto *E. crassum*'i apikaaldiskidest (Hanzelová et al. 2000).



Joonis 7: elektronmikroskoobi foto *E. crassum*’i skooleksist (Hanzelová et al. 2000).

E. crassum’i stroobila on massiivne, kahe laia prologtiidiga. Pikilihased on hästi välja arenenud ning moodustavad tiheda kimbu ümber siseorganite (Hanzelová et al. 2000).

1.4 Parasitaarsed koinfektsioonid

Parasiidid esinevad sageli oma peremehega dünaamilises tasakaalus, kus parasiidi või parasiitide negatiivne mõju peremehele ei ole märgatav. Muutused keskkonnas võivad seejuures põhjustada selle tasakaalu muutumist, mille tulemusel tekivad haiguspuhangud (Kotob et al. 2016). Seejuures võib erinevate parasiitide koinfektsioon muuta parasitaarsete infektsioonide kulgu või põhjustada parasiitide vahelist antagonismi. Tüüpiliselt mõjuvad koinfektsioonid konkureerivatele parasiitidele pärssivalt, seda peremehe piiratud ressursside tõttu või otsese omavahelise konkurentsi tulemusel peremeesorganismis. Samuti võib üks parasiit kutsuda peremeesorganismis esile immuunvastuse, mis pärsib teise parasiidi elutegevust. Koinfektsiooni geneetilise heterogeensuse kasvades tõuseb ka surve peremehe immuunsüsteemile (Klemme et al. 2016), mistõttu langeb immuunsüsteemi efektiivsus peremeest kaitsta ning tõuseb vajadus ressursside järele (Jokela et al. 2000). Peremehe suurem ressursitarve ning nõrgem immuunvastus võivad koinfektsioonis parasiteerivate parasiitide elutegevusele soodsates tingimustes ka positiivselt mõjuda. Selle tulemusel võib tekkida olukord, kus parasiitide negatiivne mõju *per capita* tõuseb ning koinfektsioon on edukam. Olenevalt erinevate parasiidi genotüüpide sarnasusest, võib ideaalolukorras nendevaheline suhe muutuda ka mutualistlikuks

(Buckling & Brockhurst 2008). On leitud, et parasiitidega nakatumine võib tõsta ka bakteriaalhaigustesse nakatumise tõenäosust, samuti võivad parasiidid bakteriaalhaigusi edasi kanda (Holzer et al. 2005). Parasitaarhaiguse esinemisel on organism teiste patogeenide suhtes palju vastuvõtlikum ning samuti on tõenäolisem, et haiguste kulg on organismile letaalne (Bowers et al. 2000). Koinfektsioonile võivad mõju avaldada ka keskkonnatingimused, nagu näiteks eutrofeerumine, seega ei pruugi parasiitide koosmõju erinevates keskkonnatingimustes olla universaalne (Schmidt-Posthaus et al. 2013).

On uuritud *T.bryosalmonae* ning ümarussi *Raphidascaris acus* koinfektsiooni forellides. Leiti, et proliferatiivsest neeruhaigusest taastumine oli mõjutatud ümarusside vastsete olemasolust peremeesorganismis. Forellid ilma *R. acuse* vastseteta suutsid neeruhaiguse mõjudest täielikult paraneda, kuid parasitaarse koinfektsiooniga forellide neeruhaigus muutus krooniliseks (Schmidt-Posthaus et al. 2013).

Kuna *E. crassum*'i ning *T.bryosalmonae* infektsioonid muutuvad ägedamaks veetemperatuuri tõustes (Fahy 1979, Okamura et al. 2011), võib ka antud parasiitide koinfektsiooni kulg kõrgema veetemperatuuriga raskem olla. Lisaks teistele faktoritele sõltub kala võime *T.bryosalmonae*'d hilisemas elus elimineerida ka koinfektsiooni esinemisest (Abd-Elfattah et al. 2014).

3 MATERJAL JA METOODIKA

3.1 Proovide kogumine

Meriforellidelt proovide kogumine algas 2014. a. detsembris ning kestis 2017. a. novembrini. Selle perioodi jooksul aitasid merest püütud täiskasvanud meriforellidelt proove koguda nii harrastuskalastajad kui ka kutselised kalurid. Proove koguti kogu põhjarannikult püütud kaladelt, alates Rutjalt (Lääne-Virumaa) kuni Hara laheni (Läänemaa). Kolme aasta jooksul jõuti koguda proovid 159-lt meriforellilt.

3.1.1 Proovide kogumine harrastuskalastajate poolt

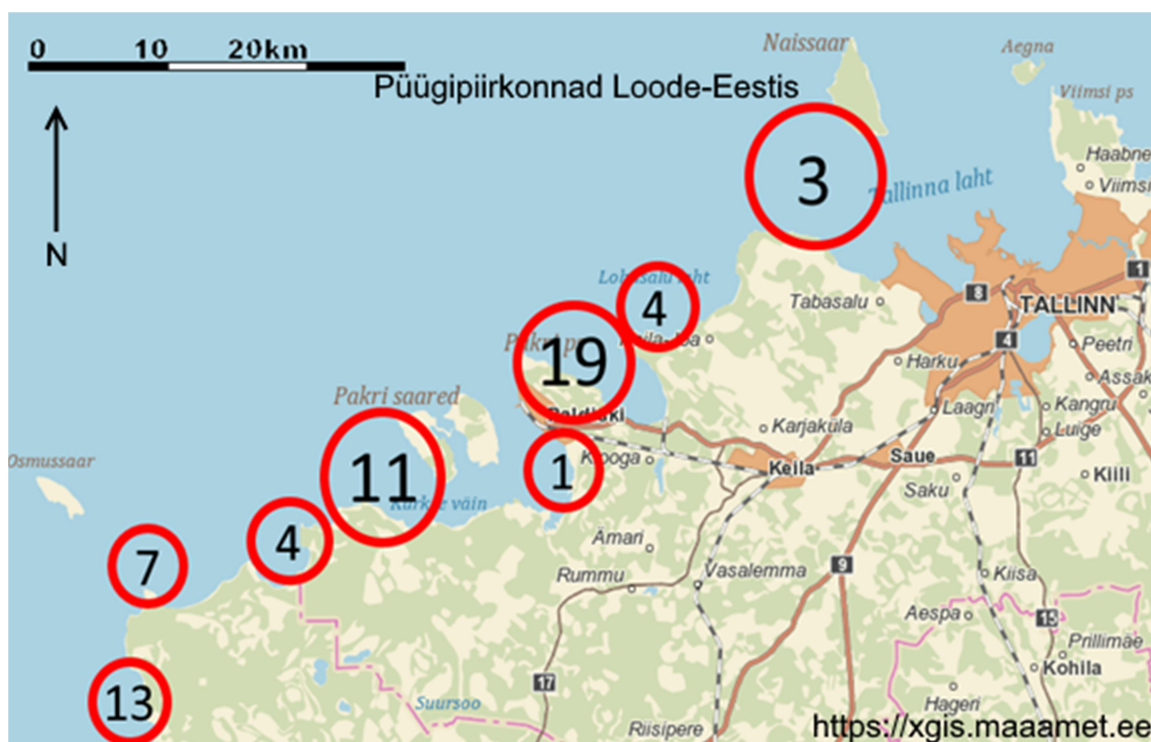
Alates 2014. aastast aitasid merest püütud täiskasvanud forellidelt proove koguda harrastuskalastajad. Selleks leiti kalastajad, kes nõustusid roogitud kalade siseorganeid koguma ja säilitama. Kolme aasta jooksul kogus proove 11 harrastuskalastajat. Püügivahendina kasutati spinningut ning peibutiseks lanti. Tänu harrastuspüüdjate kaasamisele saadi geograafiliselt paiknemiselt mitmekesine kalade valim põhjaranniku erinevatest piirkondadest. Võrreldavate andmete saamiseks töötati välja proovide kogumise metoodika. Selle järgimiseks koostati kalastajatele 7 nõuandest koosnev abivahend:

1. Kirjuta üles püügikuupäev ning -koht;
2. Kirjuta üles püütud kala täiskaal ning pikkus sabauime esimeste kiirteni;
3. Võta soomuseproovid, kraapides noaga mööda küljejoont ning paki need kokkuvolditud paberilehe vahele;
4. Eemalda kala sisikond, võimalusel fikseeri kala sugu ja aseta sisikond hästi suletavasse kilekotti.
5. Fileerimisnoa otsaga võta 1-2 cm tükid neerude esimesest ning tagumisest osast ning pane mõlemad neeruproovid alkoholiga täidetud Falconi tuubidesse. (Esimese ning tagumise neeruproovi võtmise vahepeal pese nuga puhtaks, et vältida DNA edasikandumist proovide vahel)
6. Kalalt eemalda pea ning aseta hästi suletavasse kilekotti.
7. Ühe kala kõik kogutud proovid koonda ühte kilekotti ning pane esimesel võimalusel sügavkülmikusse.

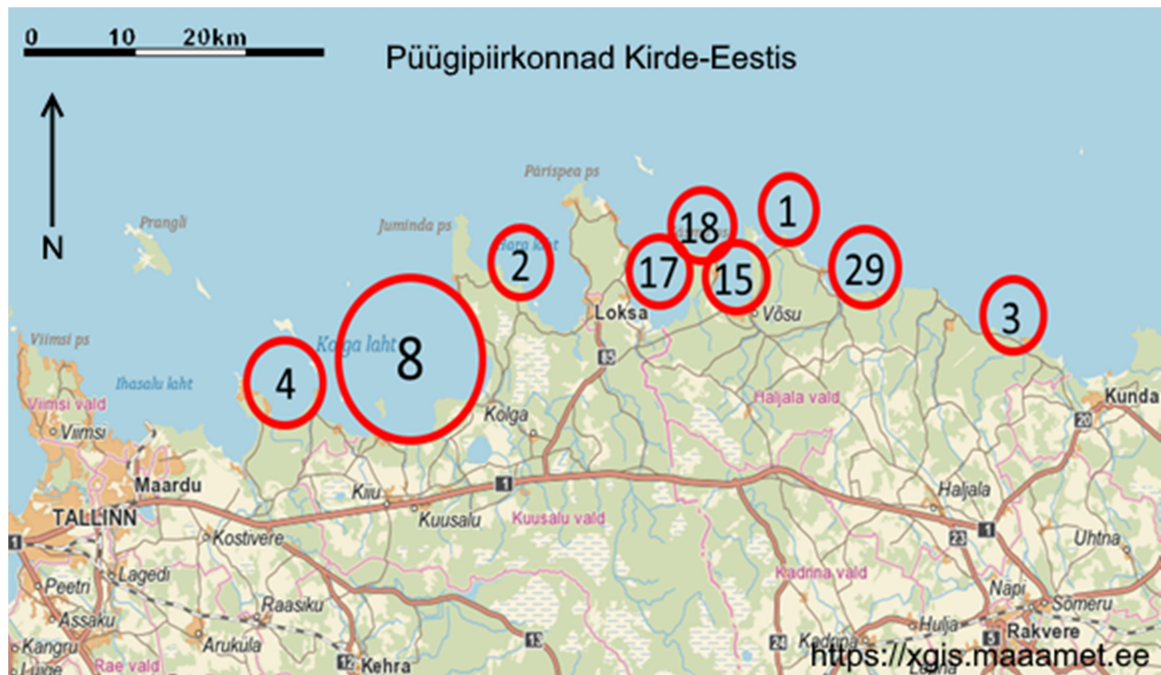
Harrastuskalastajatele, kes proove kogusid, anti proovide kogumise juhend nii teksti- kui videoformaadis. 2014. a. detsembrist 2017. a. novembrini koguti proovid 159-lt meriforellilt. Valimis esines proove kaladelt kogu põhjarannikult - Vihterpalust Karepani. Siiski ei olnud kõik harrastuskalastajate poolt kogutud proovid täiskomplekssed, esines mõningaid proovikomplekte, millel olid puudu neeruproovid või sisikonnad. 2017. aastal viis töö autor läbi nakkevõrkudega seirepüüke eripüügiloa alusel. Püügid toimusid Lääne-Harjumaal ning Läänemaal. Katsepüükidega koguti 17. võrguöö jooksul eelkirjeldatud metoodika alusel proovid 20lt meriforellilt. Antud püükides esines alamõõdulisi forelle, mis lisati valimisse, et oleks esindatud ka nooremad vanuserühmad.

3.1.2 Proovide kogumine kutseliste kalurite poolt

2017. aastast osalesid proovide kogumisel kutselised kalurid. Euroopa Merendus- ja Kalandusfondi rakenduskava 2014-2020 meetme 1.3 "Teadlaste ja kalurite koostöötoetus" raames finantseeriti käesolevat uurimustööd kaluritelt kalade ostmiseks ning töövahendite soetamiseks. Tänu kalurite kaasamisele õnnestus valimit märkimisväärselt suurendada. Kolm Lääne-Virumaa kalurit ning üks Läänemaa kalur nõustusid 2017. aasta sügishooajal nakkevõrkudega püütud meriforelle uuringu tarbeks müüma. Püütud kalad külmutati värskelt -20° C juures. Kokku koguti kutseliste kalurite abiga 70 täiskasvanud meriforelli Käsmu, Mustoja ning Hara (Läänemaa) kandist. Joonistel 8 ja 9 on ära märgitud kõikide valimis olevate kalade püügipiirkonnad.



Joonis 8: Uuringu jaoks püütud meriforellide püügikohad Loode-Eestis. Punane ring tähistab püügipiirkonda ning selle suurus ja arv näitab kalade arvu antud piirkonnas (erakogu).



Joonis 9: Uuringu jaoks püütud meriforellide püügikohad Kirde-Eestis. Punane ring tähistab püügipiirkonda ning selle suurust ja arv näitab kalade arvu antud piirkonnas (erakogu).

Külmutatud kalad koguti kaluritelt kokku ning transporditi termokastis Eesti Maaülikooli VLI vesiviljeluse osakonda edasiseks uurimiseks.

3.2 Proovide parasitoloogiline uurimine

3.2.1 *T.bryosalmonae*

T.bryosalmonae esinemise analüüsid viidi läbi EMÜ Vesiviljeluse õppetooli kalageneetika laboris. See koosnes meriforelli neerukoest DNA eraldamisest, DNA fragmentide paljundamisest multipleks polümeraasahelreaktsiooni abil (PCR - *polymerase chain reaction*) ning *T.bryosalmonae*'ga nakatumise hindamisest geelelektroforeesiga. DNA amplifitseerimisel kasutati *T. bryosalmonae* ning lõhe- ja forellispetsiifilisi praimereid (Dash & Vasemägi, 2014).

DNA eraldamiseks kasutati kahte erinevat meetodit: 1) QIAcube® HT DNA puhastamise robotit (QIAGEN, Saksamaa), kasutades selleks QIAamp 96 DNA QIAcube HT kitti

(QIAGEN, Saksamaa) ja 2) NucleoSpin Tissue kitti (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co. KG) ning sellega kaasas olevat DNA eraldamise protokollile.

Järgmisena mõlemast meetodist lühidalt:

1) Kitiga teostati proovide inkubatsioon vastavalt kiti protokollile. Neerukoest lõigati väikesed (1-2 mm läbimõõduga) tükid, mis üleliigsest etanoolist kuivatati ning seejärel lisati igale proovile 180 µl ATL lüüsipuhvrit (ATL – *tissue lysis buffer*) ja 20 µl proteinaas K ensüümi lahust (20 mg/ml). Peale proovide korralikku segamist inkubeeriti neid üleöö 56°C juures. Järgmisel päeval tsentrifuugiti lüüsunud proove 5 minutit 11 000g juures ning kanti robotisse. Seejärel lisati proovidele 100 µl lüüsipuhvrit VXL ja inkubeeriti toatemperatuuril 1 minut. Pärast lüüsumist toimus DNA sadestamine 350 µl ACB puhvriga, millele oli eelnevalt lisatud isopropanooli. Siis tõsteti proovid filterplaadile, kus toimus DNA sidumine filtriga (vaakum 5 min 35 kPa). Järgmiseks DNA puhastati 600 µl pesupuhvri AW1ga (vaakum 2 min 35 kPa), 600 µl pesupuhvri AW2ga (vaakum 1 min 35 kPa) ning 600 µl 96% etanooliga (vaakum 30 sek 35 kPa). Seejärel kuivatati filterplaat vaakumiga: 1 min 55 kPa ja 2 min 35 kPa. Lõpetuseks lahustati filterplaadi filtrile seondunud DNA 100 µl AE (10 mM Tris-Cl, 0.5 mM EDTA, pH 9.0) ja 15 µl TopElute puhvris (inkubatsioon 2 minutit ja seejärel vaakum 8 minutit 70 kPa juures) ning proovid säilitati -20°C juures.

2) Igale koeproovile lisati 180 µl lüüsipuhvrit T1 ja 25 µl proteiinaas K ensüümi lahust. Seejärel inkubeeriti proove 56°C juures kaks kuni kolm tundi koeproovide täieliku lahustumiseni. Tähtis on proove iga poole tunni tagant korralikult segada. Siis lisati proovidele 200 µl lüüsipuhvrit B3 ning inkubeeriti 10 minutit 70°C juures. Pärast lüüsumist tsentrifuugiti proove 5 minutit (12 000 g) ning supernatant valati uude tuubi. DNA sadestamiseks lisati 210 µl etanooli (96%) ja loksutati tugevalt. Seejärel toimus DNA sidumine filtriga, kus saadud segu kanti NucleoSpin Tissue filtertuubi, mida tsentrifuugiti üks minut (11 000 g). Järgmiseks puhastati DNAd 500 µl pesupuhvri BWga ning 600 µl pesupuhvri B5ga (mõlemal korral tsentrifuugiti proove ühe minuti jooksul 11 000 g juures). Lõpetuseks lahustati filtertuubi filtrile sadestatud DNA 100 µl 70°C BE puhvris (5 mM Tris*HCl, pH 8.5) ning säilitati -20°C juures. DNA kvaliteeti ja kontsentratsiooni mõõdeti spektrofotomeetriselt, kasutades NanoDrop 2000 (Thermo scientific, USA). DNA amplifitseerimisel kasutati kahte komplekti *T. bryosalmonae* ning lõhe- ja forellispetsiifilisi praimereid. 1.8 µM PKX3F ja 1.2 µM PKX4F (Kent et al. 1998)

praimeritega amplifitseeriti 298 aluspaari ulatuses *T. bryosalmonae* 18s rRNA geeni. 1.8 µM PKD 166F ja 1.2 1.8 µM PKD166R (Grabner & El-Matbouli 2009) praimeritega amplifitseeriti 166 aluspaari pikkune fragment *T. bryosalmonae* 18s rRNA geenist. PKD 166F ja PKX4R praimerid amplifitseerisid kombineeritult pikema, 756 aluspaari pikkuse fragmendi 18S rRNA geenist. Indel 183F ja 183R praimerid disainiti algselt Atlandi lõhe (*Salmo salar*) jaoks, aga need toimivad edukalt ka forellil (Dash & Vasemägi, 2014). Praimerite järjestused on kirjeldatud tabelis 1.

Tabel 1: Praimerite järjestused ja lõppkontsentratsioonid ühes reaktsioonis

Praimer	Praimeri järjestus 5'→3'
PKX3F	5'-CTA AGT ACA TAC TTC GGT AGA-3'
PKX4R	5'-CCG TTA CAA CCT TGT TAG GAA-3'
PKD 166F	5'-TGT CGA TTG GAC ACT GCA TG-3'
PKD 166R	5'-ACG TCC GCA AAC CAG CT-3'
Indel 183F	5'-GCC CAA AAT GTA CAG GCA AT-3'
Indel 183R	5'-GAT TCT CAT GTT AGC CGT CCA-3'

Meriforelli neeruproovidest *T.bryosalmonae* geneetiliseks tuvastamiseks kasutati kolme praimeripaari, mida amplifitseeriti nn. multipleksse PCR reaktsiooni abil, kasutades Biometra Tprofessional TProfessional termotsüklerit. Iga PCRi reaktsioon (6 µl) koosnes järgmistest komponentidest: 20-100 ng DNA-d, 2x multiplex PCR master mis (Qiagen), ning päri- ja vastassuunaliste praimerite segu. DNA amplifitseerimiseks kasutati järgmist temperatuuriprofiili:

1. algne denaturatsioon 15 minutit 95 °C.
2. 36 tsükli: denaturatsioon 30 sekundit 94 °C, praimerite seondumine 90 sekundit 60 °C, praimerite ekstensioon ja uute ahelate süntees 60 sekundit 72 °C.
3. lõplik ekstensioon 5 minutit 72°C.

PCRi produktide visualiseerimiseks elektroforeesiti reaktsioone ~60 minutit 100V pinge juures 2% agarosgeelil, millele oli lisatud etiidiumbromiidi (EtBr). EtBr seondub DNA, RNA ja valkudega ning muudab need nähtavaks ultraviolettkiirguse all. Fragmentide pikkuse määramiseks kasutati igal geelil GeneRuler 100 bp DNA Ladderit (Thermo Fisher Scientific Inc.). Fragmendimustrite fotografeerimiseks kasutati videodokumentatsioonisüsteemi UVItc FireReader (UVItc Limited).

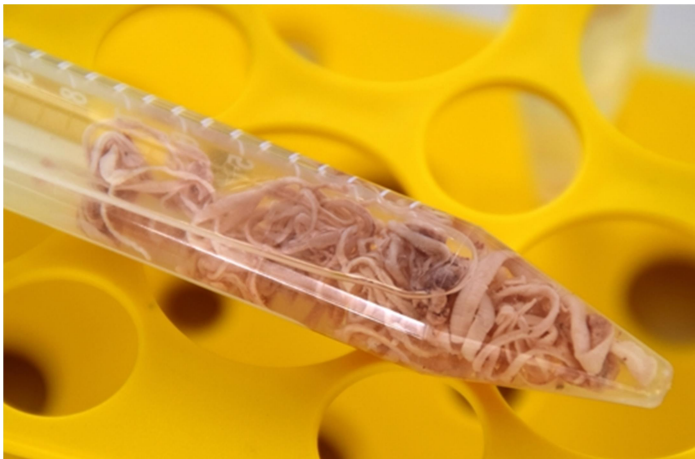
3.2.2 Sooleparasiidid

Uurimise eel asetati sügavkülmutatud kalad 10-kaupa +4 °C juurde sulama. Üles sulanud meriforellid kaaluti ning mõõdeti täispikkus ja standardpikkus. Järgnevalt eraldati siseorganid, millest võeti võimalusel *Eppendorf*'i tuubi sapiproov. Kuna tegu oli suures osas kuderändel olevate kaladega, kaaluti eraldi ka gonaad. Kõhuäärest eraldati 2 cm pikkune riba, mis asetati koos sapiprooviga grippkotti, kott märgistati vastava kala näitajate ning proovi numbriga. Skalpelliga eraldati neerude esimesest ning tagumisest osast 1 cm pikkune tükk, need asetati 96% etanooliga täidetud *Falcon*'i tuubidesse, tuubid märgistati vastavalt neeru asetusele „E“ ning „T“ (esimene ning tagumine). Esimese ning tagumise neeruproovi võtmise vahepeal puhastati nuga etanooliga. Järgnevalt eemaldati kalalt pea, mis pandi koos vastava märgistusega eraldi grippkotti. Lihakehale tehti parasiitide esinemise kindlaks tegemiseks visuaalne ülevaatus. Forellide siseorganeid eraldi ei konserveeritud ja sooleparasiitide loendamine jätkus vahetult peale muu materjali eraldamist. Proovide kogumisest üle jäänud lihakeha läks VLI Suurloomakliiniku külmikusse ja seejärel hävitamisele AS Vireeni.

Tsestoodide esinemise määramiseks võeti 4 °C juures sulanud siseorganid ning avati skalpelli ning kääridega magu ja soolestik (joonis 10). Kuna suur osa parasiitussidest paiknes lukutiripikutes, eemaldati need ükshaaval või kimbuna ning loendati. Sügavkülmutatud ning üles sulatatud sisikonnaga tekkis sageli olukord, kus tsestoodie lukutiripikutest eemaldamise käigus parasiituss mitmeks tükiks purunes. Katkenud parasiitusside puhul loendati ära nende päised. Töö käigus avastati kahel juhul soolestikust ka ümarusse. Järgnevalt asetati parasiitussid edasiste uuringute tarbeks etanooliga täidetud *Falcon*'i tuubidesse (joonis 11).



Joonis 10: Tsestoodid meriforelli soolestikus (erakogu).



Joonis 11: Tsestoodid Falconi tuubis (erakogu).

Saadud tulemused kanti ihtüopatoloogilise uuringu kaartidele (joonis 12) millele kirjutati proovi number, kala püügikoht, kala liik, täiskaal, gonaadi kaal (kuderändel kalade puhul), püügikuupäev, kala pikkus ning sugu. Parasiitide lahtrisse kirjutati leitud parasiitide arv ning paiknemine. Kõik andmed kanti kogutud valimi koondtabelisse, tabelarvutusprogrammis MS Excel (lisa 1 ja 2).

Ihtüoparasitaarse uuringu kaart nr. 1

Veekogu: Peldi (Lõunasaar)

Kalaliik: _____ Vanus: _____ Kaal 1.55

Kuupäev: 10.05.2015 Pikkus (L): 55 Sugu: ♀

Parasiidi liik	Paiknemine	Hulk
<i>Eubothrium crassum</i>	luktiripikad	3

Joonis 12: Ihtüoparasiitide uuringukaart (erakogu).

Falconi tuubides ning etanoolis säilitatud tsestoodide liik määrati mikroskoobivaatlusel morfoloogiliste tunnuste alusel (peatükk 4.2.2).

3.3 Statistiline andmetöötlus

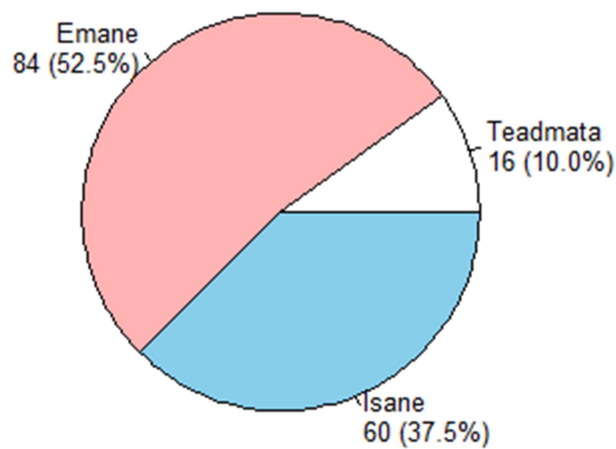
E.crassum'i arvu emastel ja isastel kaladel ning *T.bryosalmonae* esinemist võrreldi Wilcoxon'i testiga. *T.bryosalmonae* infektsiooniga ning infektsioonita kalade keskmisi pikkusi, kaale ja түsedusindeksi väärtuseid võrreldi t-testiga. *T.bryosalmonae* esinemissageduse sõltuvust kala soost testiti χ^2 -testiga. *E.crassum*'i arvukuse sõltuvust kala täispikkusest, kaalust ja түsedusindeksist ning пүүгikoha pikkus- ja laiuskraadidest modelleeriti lineaarse regressioonanalüüsiga, *T.bryosalmonae* esinemissageduse sõltuvust пүүгikoha pikkus- ja laiuskraadidest modelleeriti logistilise regressioonanalüüsiga.

Tulemused loeti statistiliselt oluliseks $p \leq 0,05$ korral. Statistilised analüüsid teostati tabelarvutussüsteemis MS Excel ja statistikaprogrammis R 3.3.3.

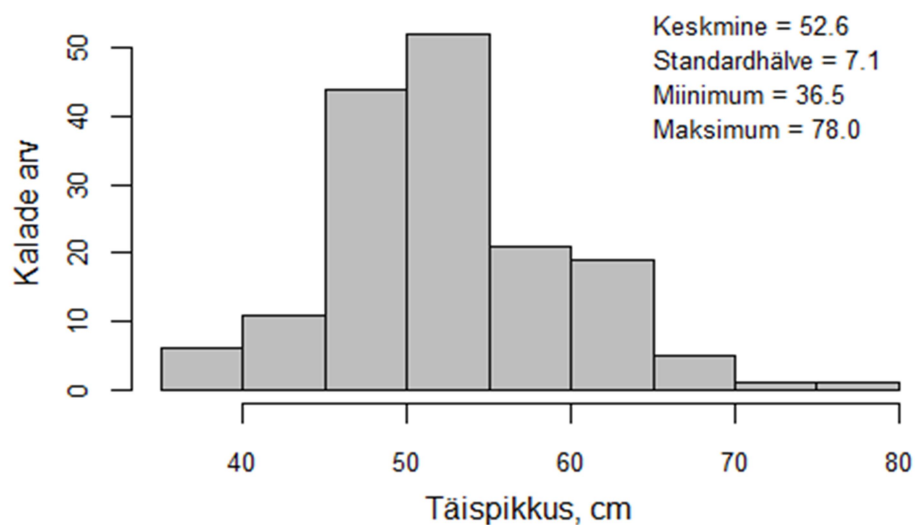
4 TULEMUSED

4.1 Uuritud valimi iseloomustus

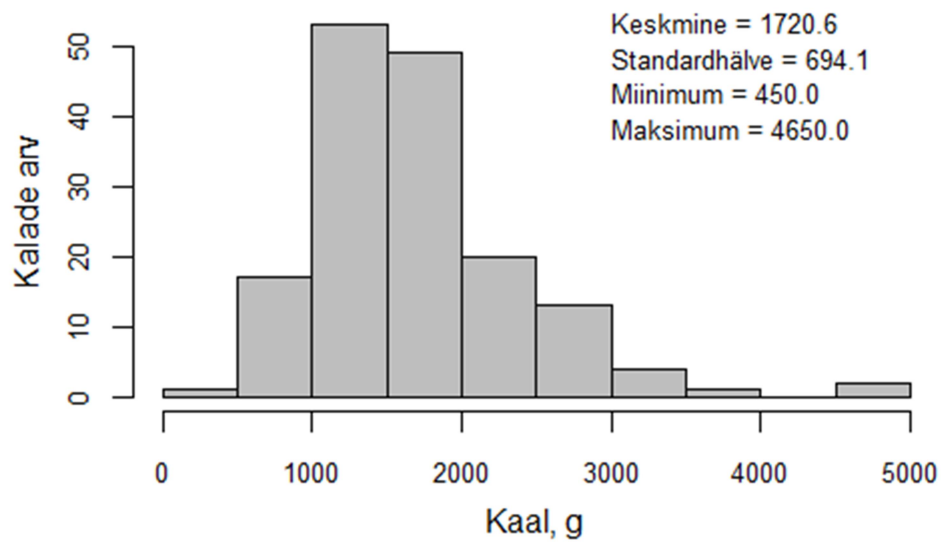
Kalade sooline jaotus on esitatud joonisel 13 ning pikkuste, kaalude ja tusedusindeksite jaotus joonistel 14, 15 ja 16. Kalade kaalu- pikkuse- ning tusedusindeksi väärtused sõltuvalt kala soost on esitatud joonistel 17, 18 ja 19.



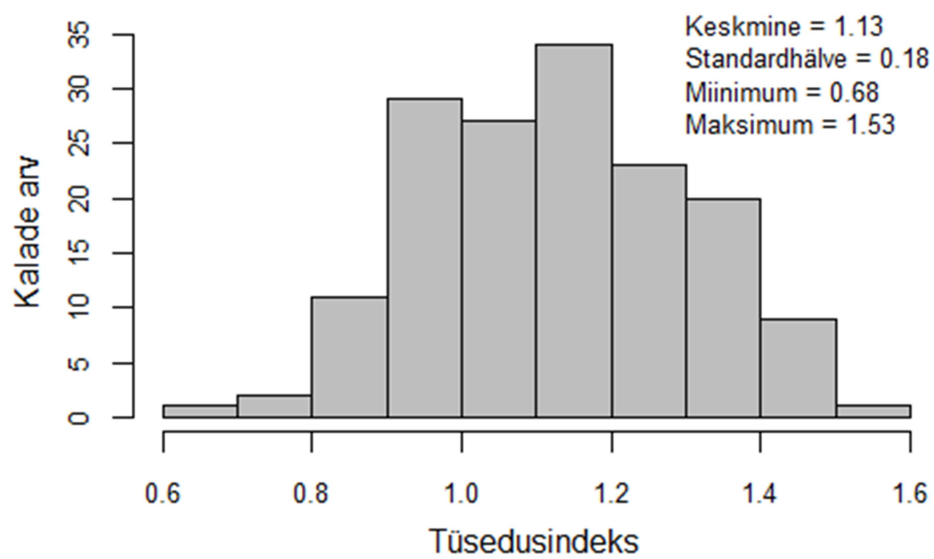
Joonis 13. Uuritud kalade sooline jaotus.



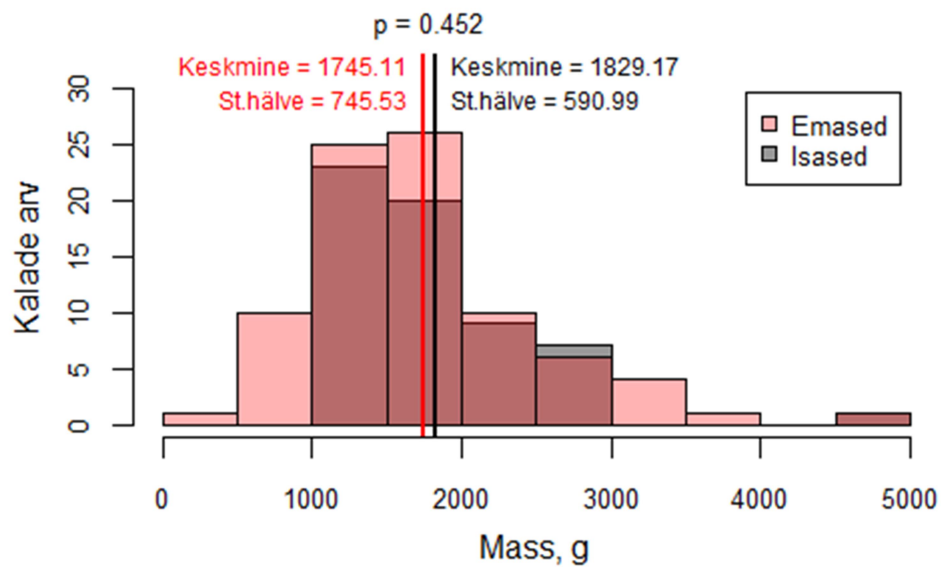
Joonis 14. Uuritud kalade täispikkuse jaotus ja olulisemad arvkarakteristikud.



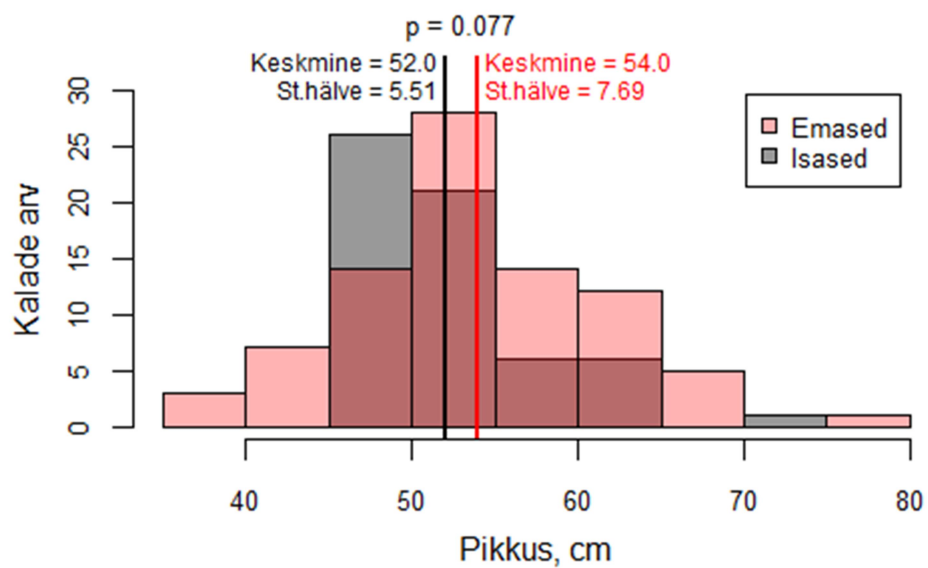
Joonis 15. Uuritud kalade kaalu jaotus ja olulisemad arvkarakteristikud.



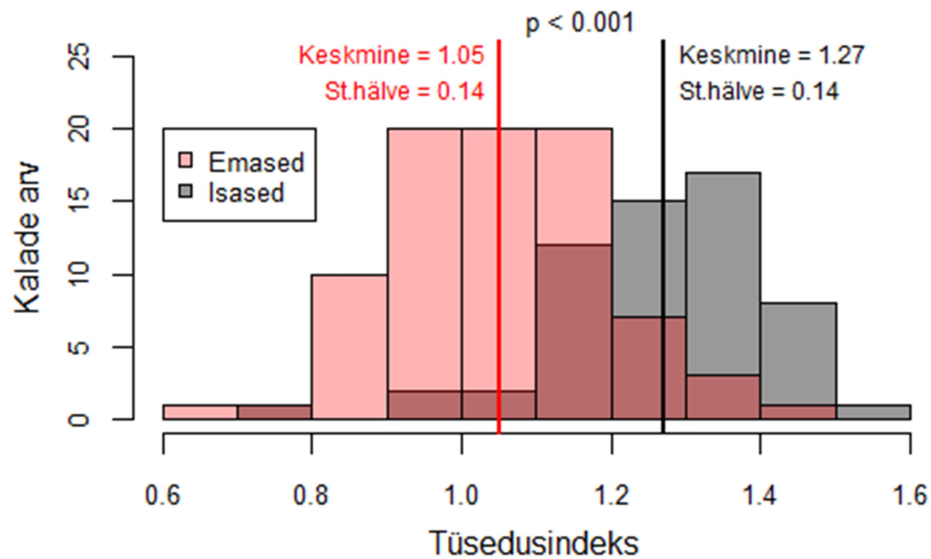
Joonis 16. Uuritud kalade tüsedusindekiste jaotus ja olulisemad arvkarakteristikud.



Joonis 17: Uuritud kalade kaalu jaotus ja olulisemad arvarakteristikud sugude kaupa; p-väärtus näitab sugude vahelise erinevuse statistilist olulisust (t-test).



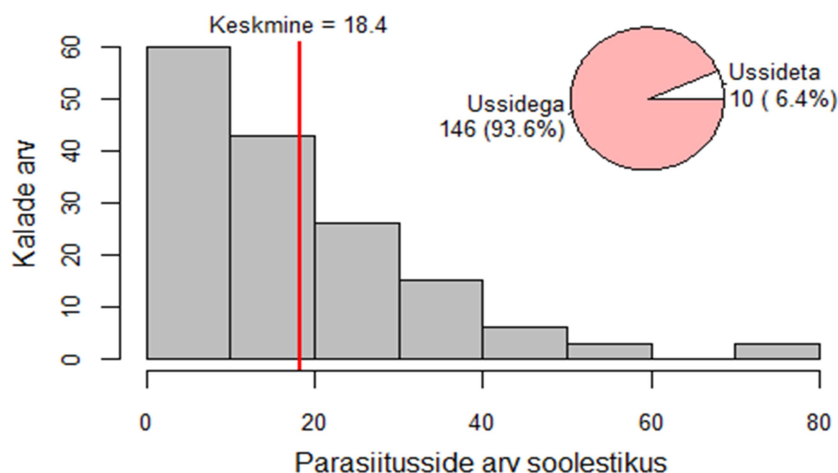
Joonis 18: Uuritud kalade täispikkuse jaotus ja olulisemad arvarakteristikud sugude kaupa; p-väärtus näitab sugude vahelise erinevuse statistilist olulisust (t-test).



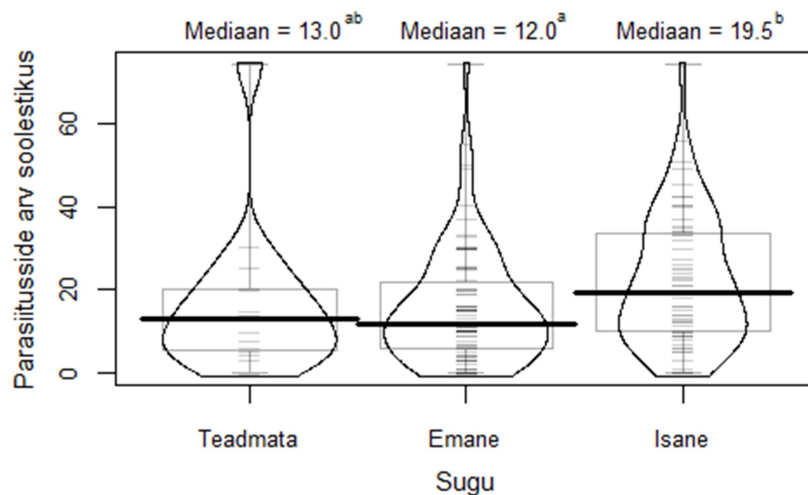
Joonis 19: Uuritud kalade tüsedusindeksite jaotus ja olulisemad arvkarakteristikud sugude kaupa; p-väärtus näitab sugude vahelise erinevuse statistilist olulisust (t-test).

4.2 *E. crassum* 'i arvukuse analüüs

E. crassum esines 146-l kalal (93,6% kõigist uuritud kaladest), kusjuures keskmine tsestodide arv kala kohta oli 18,4 (keskmine üksnes *crassumiga* kaladel 19,6), mediaan 15,0 ja maksimum 74 isendit (joonis 20). Tsestodide arvu jaotus sõltuvalt soost on esitatud joonisel 21. Isastel kaladel esines *E. crassum* statistiliselt oluliselt arvukamalt kui emastel kaladel (mediaan isastel 19,5 ja emastel 12,0, $p = 0,010$).

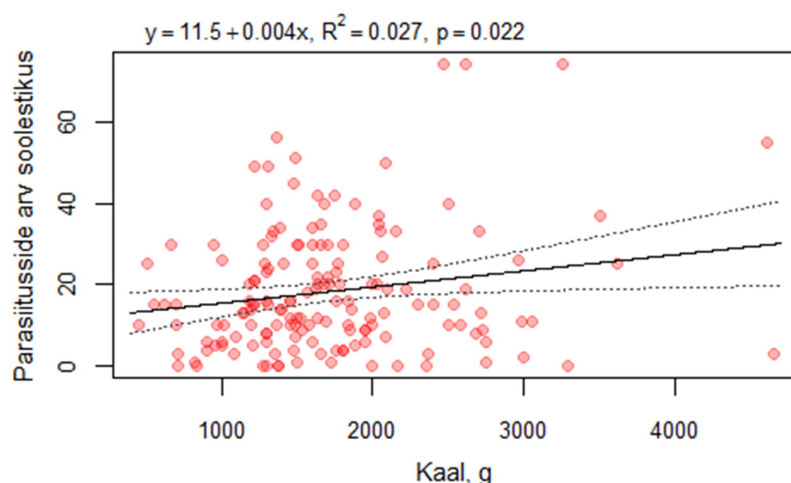


Joonis 20. *E. crassum* 'i arvukuse jaotus uuritud kaladel ning parasiitussidega tabandunud ning tabandumata kalade osakaal.

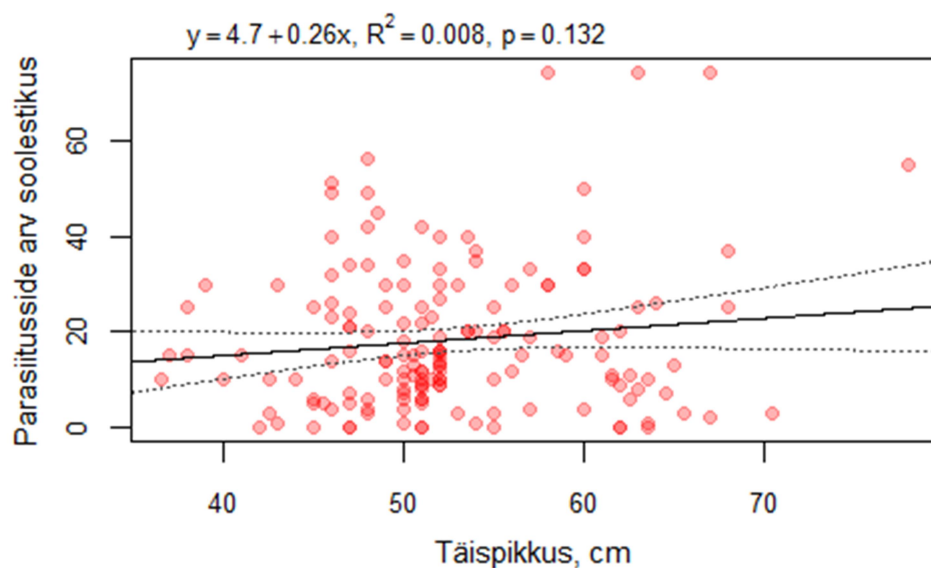


Joonis 21. *E. crassum*’i arvu jaotus sõltuvalt kala soost. Väikesed horisontaalsed kriipsud tähistavad üksikuid kalu, taustal olev hall riskülik märgib ala, kuhu jäävad keskmised 50% kaladest (kvartiilide vahe), must tugev joon koos joonise kohal olevate arvvaartustega esitab parasiitusside arvu mediaani ning erinevad tähed mediaanide juures tähistavad statistiliselt oluliselt erinevaid gruppe (Wilcoxon test, $p < 0,05$).

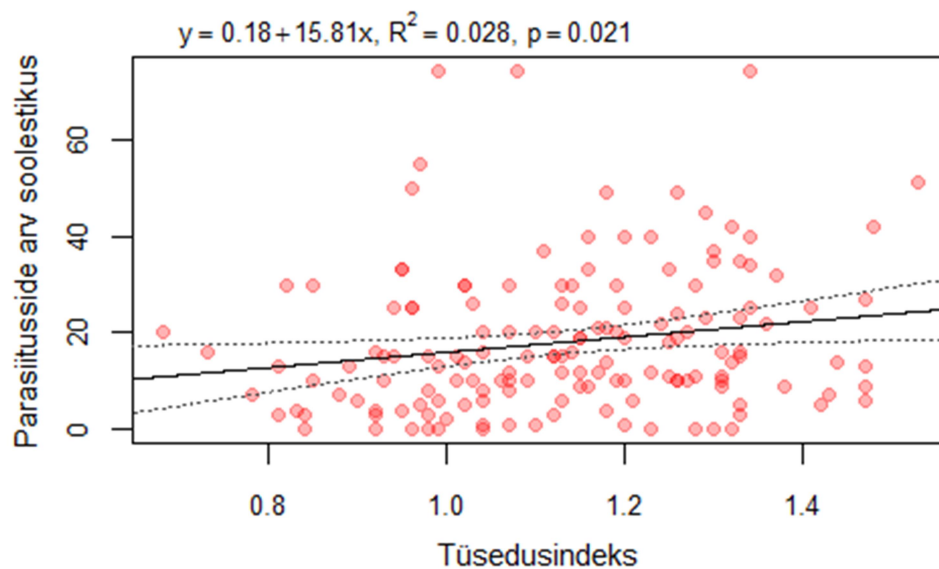
E. crassum’i arv soolestikus sõltuvalt kala kaalust, pikkusest ja tusedusindeksist on esitatud joonistel 22, 23 ja 24. Kõigil juhtudel ilmnes kala mõõtmete ja tsestoodide arvu vahel nõrk positiivne seos – mida suurem oli kala, seda arvukam oli *E. crassum*’i esinemine. Tsestoodide arvu seos kala kaaluga ja tusedusindeksiga osutus ka statistiliselt oluliseks ($p = 0,022$ ja $p = 0,021$, vastavalt). See tähendab, et *E. crassum*’i hulk kala soolestikus on positiivses seoses kala kaaluga.



Joonis 22. *E. crassum*’i arvukus soolestikus sõltuvalt kala kaalust (iga kala on märgitud eraldi punktiga, pidev joon märgib lineaarse regressioonivõrrandi graafikut koos 95%-lise usaldusintervalliga, arvuliselt on esitatud regressioonivõrrand ning R^2 ja p -väärtused).

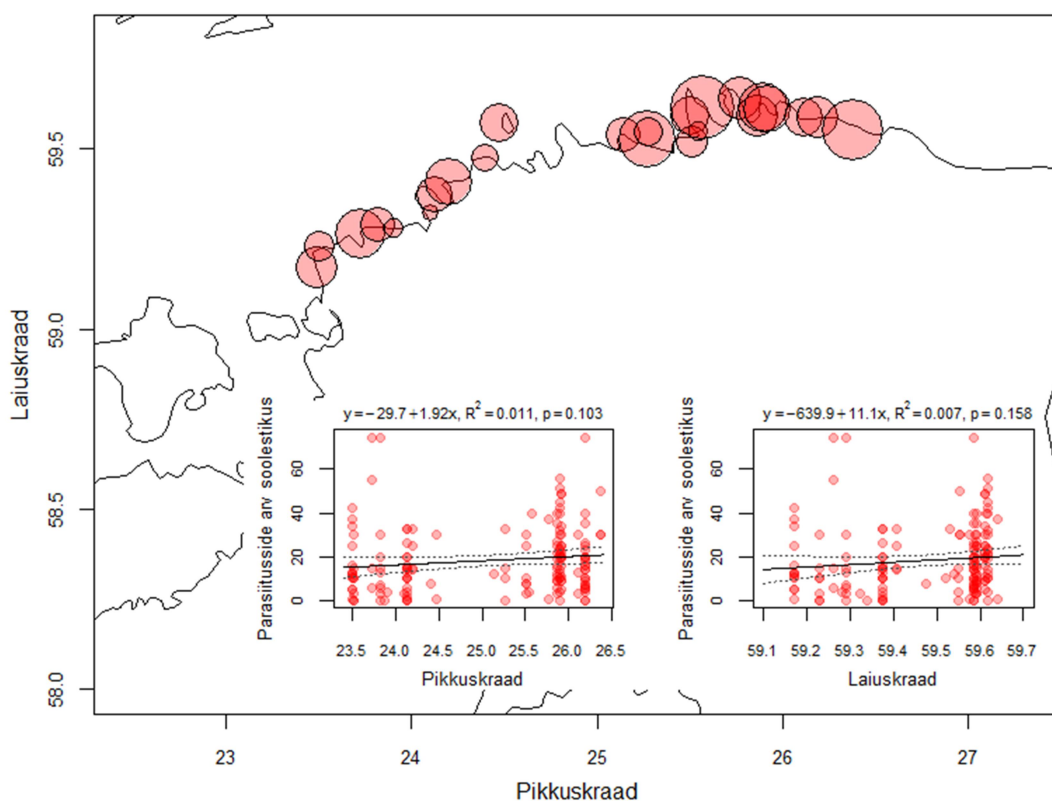


Joonis 23. *E.crassum*'i arvukus soolestikus sõltuvalt kala täispikkusest (iga kala on märgitud eraldi punktiga, pidev joon märgib lineaarse regressioonivõrrandi graafikut koos 95%-lise usaldusintervalliga, arvuliselt on esitatud regressioonivõrrand ning R^2 ja p -väärtused).



Joonis 24. *E.crassum*'i arvukus soolestikus sõltuvalt kala tüsedusindeksi väärtusest (iga kala on märgitud eraldi punktiga, pidev joon märgib lineaarse regressioonivõrrandi graafikut koos 95%-lise usaldusintervalliga, arvuliselt on esitatud regressioonivõrrand ning R^2 ja p -väärtused).

E.crassum’i arvukus soolestikus sõltuvalt püügikohast ning püügikoha pikkus- ja laiuskraadist on esitatud joonisel 25. *E.crassum*’i esinemine Loode-Eestis oli pisut väiksem, laius- ning pikkuskraadi kasvades suurenes ka keskmine tsestoodide arv, aga antud seos ei ole statistiliselt oluline.

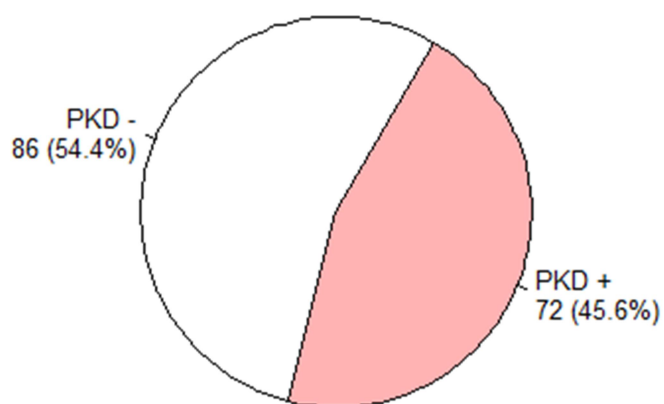


Joonis 25. *E.crassum*’i arvukus soolestikus sõltuvalt püügikohast – mida suurem on ringkaardil, seda rohkem oli parasiitussesse keskmiselt sellest kohast püütud kalade soolestikes – ning *crassum*’i arv sõltuvalt püügikoha pikkus- ja laiuskraadist (iga kala on alamjoonistel märgitud eraldi punktiga, pidev joon märgib lineaarse regressioonivõrrandi graafikut koos 95%-lise usaldusintervalliga, arvuliselt on esitatud regressioonivõrrand ning R^2 ja p-väärtused).

4.3 *T.bryosalmonae* esinemise analüüs

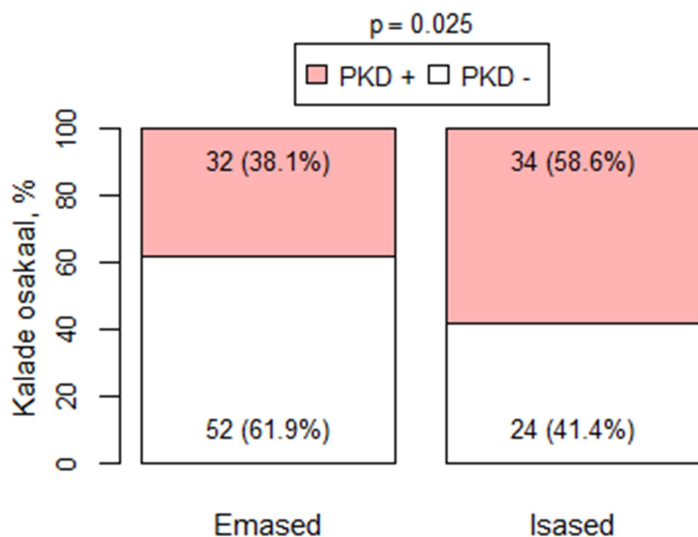
Proliferatiivne neeruhaiguse tekitaja, *T.bryosalmonae* esines 72-l kalal, 45,6%-l kõigist kaladest (joonis 26), seejuures oli haigustekitaja üksnes neeru eesmises osas kahel kalal (1,3% kõigist ja 2,8% PKD positiivsetest kaladest), üksnes neeru tagumine osa oli haigustekitajaga 59-l kalal (37,3% kõigist ja 81,9% *T.bryosalmonae*’ga nakatunud

kaladest) ja nii neeru eesmine kui ka tagumine osa olid nakatunud 11-l kalal (7,0% kõigist ja 15,3% *T.bryosalmonae* 'ga nakatunud kaladest).



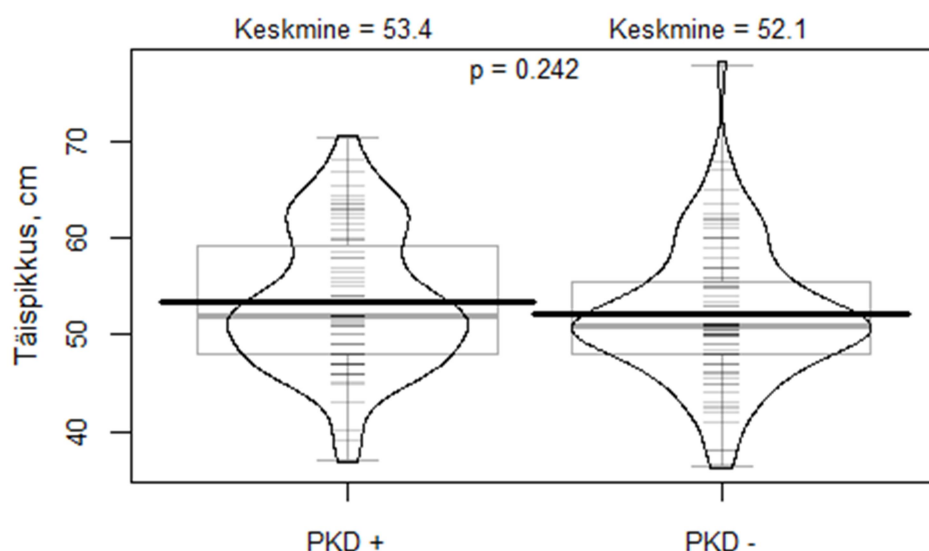
Joonis 26. *T.bryosalmonae* 'ga nakatunud ja nakatumata kalade osakaal.

Sugude lõikes esines haiguse tekitajat isastel statistiliselt oluliselt enam kui emastel kaladel (vastavalt 58,6% ja 38,1%, $p = 0,025$; joonis 27).

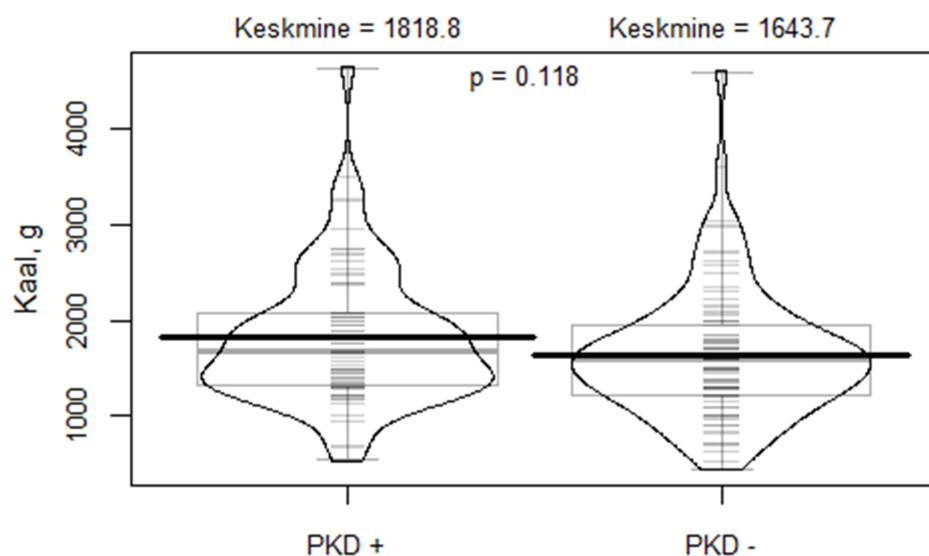


Joonis 27. *T. bryosalmonae* 'ga nakatunud ja mittenakatunud kalade osakaal sõltuvalt soost, p-väärtus näitab sugude vahelise erinevuse statistilist olulist (χ^2 -test).

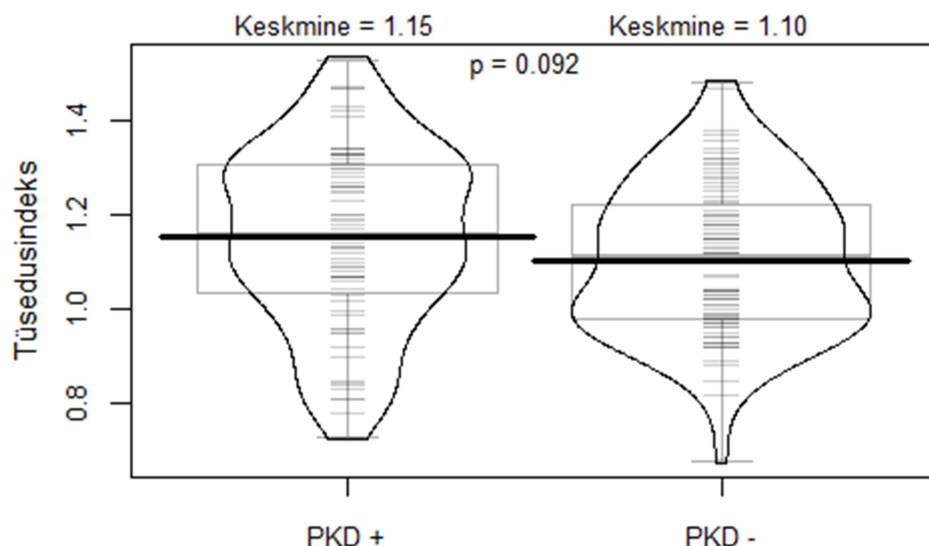
Haigustekitajaga kalad olid keskmiselt pisut suuremad kui mittenakatunud kalad, aga täispikkuse, kaalu ega tusedusindeksi puhul ei osutunud erinevused statistiliselt olulisteks (kõik $p > 0,05$; joonised 28, 29 ja 30).



Joonis 28. *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mitternakatunud kalade pikkuse jaotus. Väikesed horisontaalsed kriipsud tähistavad üksikuid kalu, taustal olev hall riskülik märgib ala, kuhu jäävad keskmised 50% kaladest (kvartiilide vahe), ja hall tugev joon näitab mediaani, must tugev joon koos joonise kohal olevate arvväärtustega esitab keskmist pikkust, p-väärtus näitab gruppide vahelise erinevuse statistilist olulist (t-test).

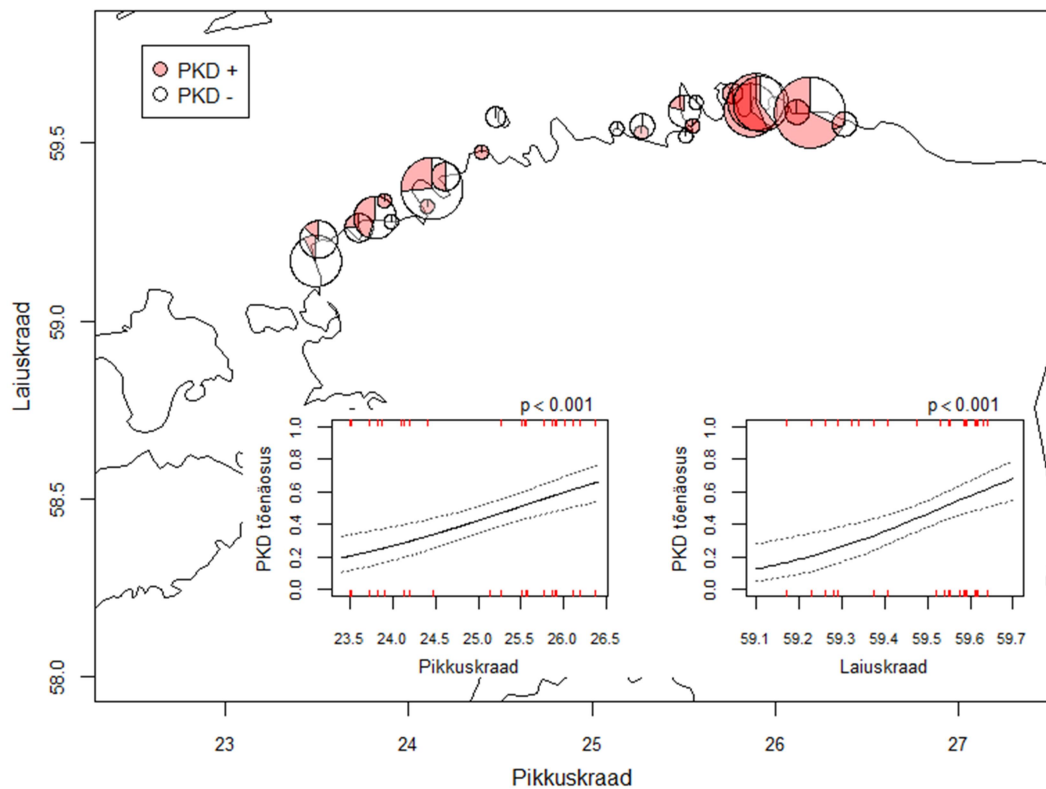


Joonis 29. *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mitternakatunud kalade kaalu jaotus. Väikesed horisontaalsed kriipsud tähistavad üksikuid kalu, taustal olev hall riskülik märgib ala, kuhu jäävad keskmised 50% kaladest (kvartiilide vahe), ja hall tugev joon näitab mediaani, must tugev joon koos joonise kohal olevate arvväärtustega esitab keskmist kaalu, p-väärtus näitab gruppide vahelise erinevuse statistilist olulist (t-test).



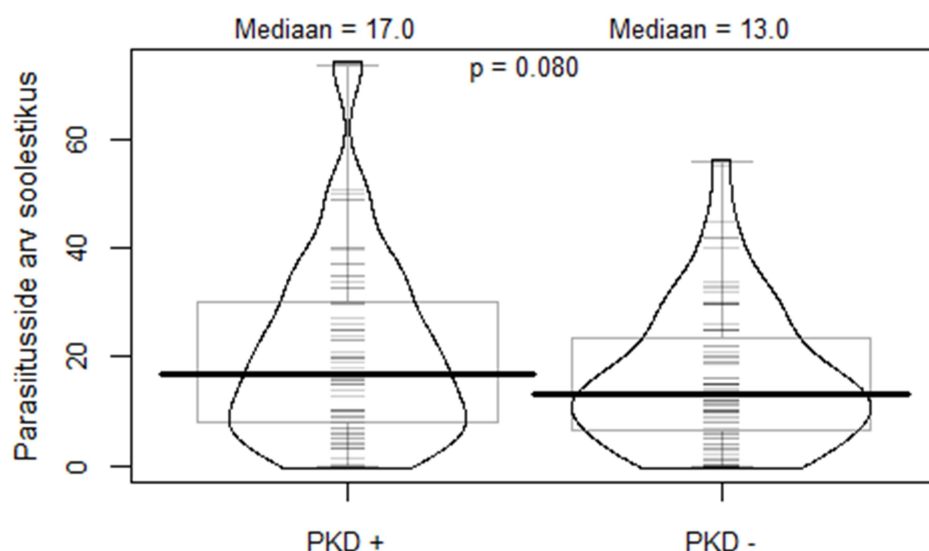
Joonis 30. *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mittenakatunud kalade tüsedusindeksi jaotus. Väikesed horisontaalsed kriipsud tähistavad üksikuid kalu, taustal olev hall riskülik märgib ala, kuhu jäävad keskmised 50% kaladest (kvartiilide vahe), ja hall tugev joon näitab mediaani, must tugev joon koos joonise kohal olevate arvväärtustega esitab keskmist tüsedusindeksit, p-väärtus näitab gruppide vahelise erinevuse statistilist olulist (t-test).

Sarnaselt *E. crassum*'i arvukusele on ka *T. bryosalmonae*'ga nakatunud kalu Tallinnast ida pool enam kui Tallinnast lääne pool (Joonis 31). Aga see erinevus võib olla tingitud ka kalade erinevast soolisest jaotusest kahes püügipiirkonnas – Tallinnast ida poolt püütud kalade hulk on emaseid ligikaudu 20% vähem võrreldes Tallinnast lääne poolt püütud kaladega ja emastel esines nakatumist vähem.



Joonis 31. *T.bryosalmonae*'ga nakatunud kalade osakaal sõltuvalt püügikohast. Iga püügikoht on tähistatud *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mittenakatunud kalade osakaalu näitava sektordiagrammiga, kusjuures diagrammi suurus peegeldab püütud kalade arvu. Alamjoonised esitavad proliferatiivse neeruhaigusega kalade esinemise tõenäosust sõltuvalt püügikoha pikkus- ja laiuskraadist – väikesed punased kriipsud märgivad üksikuid kalu, pidev joon märgib logistilise regressioonivõrrandi graafikut koos 95%-lise usaldusintervalliga ja p-väärtus näitab logistilise regressioonivõrrandi statistilist olulisust).

Jooniselt 32 ilmneb, et kuigi haigustekitajaga kaladel on tsetoode mõnevõrra enam kui *T.bryosalmonae*'ga nakatumata kaladel, ei ole see erinevus statistiliselt oluline ($p = 0,080$) ja väikese *E.crassum*'i arvukusega kalu leidub nii *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mittenakatunud kalade hulgas. Siiski esineb enam kui 60 parasiitussiga kaladel ka *T.bryosalmonae*.



Joonis 32. *E.crassum*'i arv soolestikus *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ja mittenakatunud kaladel. Väikesed horisontaalsed kriipsud tähistavad üksikuid kalu, taustal olev hall ristkülik märgib ala, kuhu jäävad keskmised 50% kaladest (kvartiilide vahe), must tugev joon koos joonise kohal olevate arväärtustega esitab parasiitusside arvu mediaani ja p-väärtus näitab gruppide vahelise erinevuse statistilist olulist (Wilcoxon test).

4.4 Muud leiud

Ühe Eru lahest püütud meriforelli soolestikest leiti ka ümarusse, mida loendati 2 isendit. Tõenäoliselt on tegu ümarussiga *Raphidascaris acus*. Ümarusse leiti ka ühe kaaspüügis esinenud vikerforelli soolestikust.

5 ARUTELU

5.1 Uuritud valimi iseloomustus

Valimi keskmine түsedusindeks on suhteliselt kõrge (1.13). Selle põhjuseks on asjaolu, et peaaegu pooled kaladest (78) püüti kutseliste kalurite poolt hilissuvel ning varasügisel. See on aeg, mil toimub meriforellide kuderänne jõgedesse ning lisaks väga heale toitumusele lisandub kalade kaalule ka gonaadi kaal. Siiski tasub märkida, et түsedusindeksi arvutamisel lahutati kuderändel olevate kalade puhul täiskaalust maha gonaadi kaal,

selliseid kalu oli 72. Nii välistati olukord, kus tusedusindeksi väärtused ei ole mõjutatud suurenenud gonaadide massist, vaid peegeldavad toitumisrändel olevate kalade konditsiooni, mis on ka antud uuringu üheks eesmärgiks. Kalade sooline jaotus oli pigem kaldu emaste poole, mis on looduslikus anadroomse rändega forellipopulatsioonis, kus valitseb emaste suunas positiivne dimorfism (Jonsson 1985), normaalne nähtus. Huvitav aspekt soolise jaotuse osas on see, et isased kalad olid emastest märgatavalt paremas konditsioonis ning võimalik, et sellest tulenevalt on ka parasiitidega tabandumine sooliselt erinev.

5.2 *E. crassumi*'ga tabandumine

2016. aastal teostatud uurimustöös esines *E. crassum* 94% uuritud kaladest. Kuigi käesolevas valimis on kasutatud ka eelmise uuringu kalu (35 kala), on valim kahe aastaga mitmekordselt suurenenud. Tasub märkida, et tabandunud kalade protsent on jäänud sisuliselt samaks – *E. crassumi*'ga on tabandunud 146 kala, so. 93,6 % koguvallimis. Keskmiselt esines koguvallimis 18,4 tsestoodi kala kohta ning keskmiselt 19,6 tsestoodi tabandunud kalade valimis. Nagu ka 2016. aastal läbi viidud uuringus, on ka nüüd *E. crassum*'i keskmine arvukus madal. Kirjanduse andmetel põhjustab *E. crassumi*'ga tabandumine peremeesorganismile tõsiseid probleeme juhul, kui parasiitusside arvukus on üle 500 isendi. Tekib küsimus, miks ei ole tabandumine Soome lahe meriforellide puhul nii intensiivne. Esiteks on *E. crassum*'i elutsükel pärsitud külmal ajal ning kõrgeim parasiitusside arvukus esineb suvisel perioodil (Fahy 1979). *E. crassum* areneb plerotserkoidist täiskasvanuks ühe aastaga ning kasvamine jätkub soodsates tingimustes vähemalt kaks aastat. Sõltuvalt ebastabiilsetest keskkonnatingimustest ning *E. crassum*'i elutsükli pikkusest ei pruugi meie laiuskraadil tekkida olukorda, kus infektsioon väga intensiivseks muutuks. Juhul kui see tõele ei vasta ning tegelikult esineb tõsise infektsiooniga kalu, võib tekkida olukord, kus sellised nõrgad kalad langevad mõne toiduahelas kõrgemal tasemel asetseva röövlooma, nagu näiteks hülge või kormorani saagiks. Sellisel juhul ei pruugi tõsise infektsiooniga kalad harrastus- või kutseliste kalurite püünistesse sattuda. Üheks mõjuteguriks võib olla ka see, et *E. crassum*'i mageveevorm ei suuda eksisteerida soolases keskkonnas ning mereveevormile mõjub pärssivalt magevesi. Kuna meriforell on anadroomne siirdekala, võib tekkida olukord, kus kuderändel olevad

kalad vabanevad magevees parasiitussidest. Isegi kui jões uuesti tabandumine toimub, vabaneb kala *E.crassum*'i mageveevormist merre laskudes, samuti ei suuda *crassumi* mageveevorm meriforelli soolestikus suguküpsaks areneda (Mitchell 1993). Selle hüpoteesi kinnitamiseks/ümberlükkamiseks tuleks vaadelda parasiitussidega tabandunud kalade rändemustreid. Otoliidide Sr:Ca profiilist selgub, millal kala viimati magevees viibis. Kuna strontsiumi sisaldus magevees on üldjuhul väiksem kui meres ning selle kontsentratsioon vees on tihedas sõltuvuses soolsusega (Campana 1999), sobib see mikroelement hästi (meriforelli) diadroomsete rännete uurimiseks. Võrreldes rändemustrite dünaamikat parasiitusside arvukusega, võib selguda, kas erineva soolsusega keskkond pärsib *E.crassum*'i elutegevust peremeesorganismis. Näiteks hinnata magevees talvitunud meriforellide *E.crassum*'i infektsiooni intensiivsust ning võrrelda seda meres aktiivselt toituvate kaladega. Samuti on võimalik teostada katsepüüke smoltide merre laskumise ajal. Juhul kui püüda smolte vahetult enne merre laskumist ning peale merre laskumist, saab võrrelda, kas parasitofaunas on tekkinud erinevusi. Siiski tasub meeles pidada, et Läänemeri, eriti Soome laht on suhteliselt riimveeline veekogu, mistõttu ei pruugi antud hüpotees tõele vastata.

Statistilise analüüsi tulemusel selgus, et kalade konditsioon ning *E.crassum*'i arvukus on positiivses seoses. Mida suurem on tsestoodide arvukus, seda kõrgem on ka tüsedusindeks, kuna suurema *E.crassum*'i arvukuse puhul moodustas tsestoodide kaal suurema protsendi kala kaalust. Kuna valimis ei esinenud ühtegi tõsise infektsiooniga kala, on see tulemus ootuspärane.

Isastel kaladel esines *E.crassum*'i statistiliselt oluliselt arvukamalt kui emastel kaladel (joonis 21). Nagu selgus soolise võrdluse osas, olid valimi isased kalad emastest märgatavalt paremas konditsioonis (joonised 17, 18 ja 19). Esiteks võib siit välja lugeda otsese seose isaste suurema tabandumise ning parema konditsiooni vahel – kuna isastel kaladel oli arvukamalt tsestoode, mõjus see ka nende kaalu tõusule mõnevõrra intensiivsemalt. Teiseks tekib küsimus, miks isased kalad intensiivsemalt tabanduvad. Kuna isaste kalade konditsioon on märgatavalt parem, on ka nende toitumisstrateegia ilmselt mõnevõrra erinev. Intensiivsemalt toitudes tabanduvad isased kalad ka arvukamate parasiitussidega. Siiski tasub meeles pidada, et isased kalad on morfoloogiliselt pigem jässaka kehakujuga ning ka see võib mõjutada erinevusi isaste ning emaste kalade keskmises konditsioonis. Samuti tasub märkida, et teadaolevalt on kuderändel olevate

emaste meriforellide kortisoolitase kõrgem, samuti kannatavad emased meriforellid sigimisirändel suurema oksüdatiivse stressi all (Peiman et al. 2017). Kas ja kuidas hormonaalse tasakaalu muutus ning oksüdatiivse stressi tõus parasiitussidele mõjub, on ebaselge. Kuigi teoreetiliselt peaks mõju olema *E.crassum*'i arvukusele positiivne, ei ole välistatud, et antud muutused peremeesorganismis mõjuvad negatiivselt ka *E.crassum*'i elutegevusele, mistõttu võib emaste kalade tabandumine olla madalam.

E.crassum'i hulk oli geograafiliselt erinev. Laius- ning pikkuskraadi suurenedes tõusis ka *E.crassum*'i arvukus. See tähendab, et Loode-Eestis oli tsestoode kalade soolestikes keskmiselt vähem kui Kirde-Eesti rannikult püütud kaladel. Võimalik, et Loode-Eesti valimis esineb rohkem pelaagilise toitumisirändega meriforelle, mistõttu on ka kalade toidubaas erinev. Teadaolevalt koosneb avavees toituva meriforelli toidubaas peamiselt räimest (Rikardsen & Amundsen, 2005), mistõttu ei pruugi *E.crassumi*'ga tabandumine nii intensiivne olla, kuna toidubaasist puuduvad madalamad troofilised tasemed ehk parasiitusside otsesed vaheperemehed. Samuti ei saa välistada, et parasiitide levikut soodustab saasteainete hulk vees (Sueiro et al. 2017), mida leidub rohkem rannikumeres (Peters et al. 1994), mis samuti vähendab avavees toituva meriforelli *E.crassumi*'ga tabandumise tõenäosust. Samas on leitud, et endoparasiitide levik pigem pidurdub suurenenud reostusega. Üldreeglina ei ole endoparasiitidel (erinevalt ektoparasiitidest) nii suurt vastupanuvõimet väliskeskkonna mõjuritele (Mackenzie 1999). Teiseks geograafilise erinevuse põhjuseks võib olla ka valimi iseärasus soolises jaotuses – Loode-Eestis oli valimis rohkem emaseid kalu (64%). Nagu selgus soolisest võrdlusest, oli emaste kalade tabandumine *E.crassumi*'ga oluliselt väiksem. Antud andmestiku juures ei saa kindlalt väita, kas erinevus *E.crassum*'i arvukuses tuleneb püügikohast või kala soost.

5.3 *T.bryosalmonae* esinemine

Proliferatiivse neeruhaiguse tekitaja esines 72-l kalal, so. 45,6%-l kõigist kaladest. Kusjuures emaste kalade hulgas esines *T.bryosalmonae*'d märkimisväärselt harvem – so. 38,1 % emastest ning 58,6 % isastest kaladest olid haigustekitajaga. Võimalik, et antud sooline erisus tuleneb emaste ning isaste kalade käitumuslikest eripäradest sigimisirändel. Isaste kalade suvine toitumisirände kestvus võib emaste omast lühem olla (Berg & Berg 1989). Siirdudes emastest kaladest varem magevette, võib isaste kalade kudemisirände

mageveefaas mõnevõrra kauem kesta, pikem jões viibimise periood võib omakorda tõsta *T.bryosalmonae*'ga nakatumise tõenäosust. Seda eriti juhul, kui rohkem isaseseid kalu siirdub kudejõkke suvel või varasügisel, mil sõltuvalt veetemperatuuridest on *T.bryosalmonae* elutsüklile soodsad tingimused. Selline hüpotees peaks paika juhul, kui täiskasvanud infektsioonita forellid on võimelised *T.bryosalmonae*'ga nakatuma. Noorjärkude puhul ei pruugi nakatumine toimuda esimesel elusuvel, vaid hiljem ning on võimalik ka taasnakatumine (Dash & Vasemägi 2014). Ei saa välistada, et nakatumine toimub ka hilisemas eas.

Teadaolevalt on täiskasvanud meriforellidel *T.bryosalmonae* esinemisele viidatud ainult prof. Anti Vasemägi 2014 aastal läbi viidud uurimustöös, kus püüti 3 täiskasvanud kuderändel olevat meriforelli Mustoja jõest, kes olid ka *T.bryosalmonae*'ga nakatunud (Dash & Vasemägi 2014). On viidatud, et vanematel forellidel esineb infektsiooni subkliiniline (varjatud) staadium ning on võimalik, et varjatud infektsiooni staadiumis toimub ka spooride eritamine (Okamura et al. 2011). Siiski on ebaselge, kas kuderändel olevad täiskasvanud haigustekitajaga kalad kannavad haigust edasi. Teadaolevalt eritavad forellid *T.bryosalmonae* spore subkliinilise infektsiooni staadiumis 2 aastat peale esmast haigustekitajaga nakatumist, antud spoorid on suutelised põhjustama infektsiooni sammalloomas (Abd-Elfattah et al. 2014). Juhul kui see nii on, siis võib *T.bryosalmonae* ja PKD levida ka kuderände käigus ülesvoolu oma esialgsest levialast. Kuigi kuderände aegsed keskkonnatingimused on hilissügisel *T. bryosalmonae* elutsüklile ebasoodsad, võivad hilissuvel ja varasügisel jõkke siirduvad kalad haigust edasi kanda. Samuti on tõenäoline, et jões talvitunud meriforellid ka kevadel haigustekitaja spore levitavad. On leitud, et talvitunud meriforellide ränne tagasi merre algab 6-kraadise veetemperatuuriga ning saab läbi 14-kraadise veetemperatuuriga (Östergren & Rivinoja 2008). Talvitumiseks on eriti sobilikud suuremad, paisutustega jõed, kus suurtel meriforellidel on isegi jääkatte tekkimisel piisavalt elupaiku. Ühtlasi on tegu jõgedega, mis on tõenäolisemate PKD kolletega, kuna potamaalsetes jõelõikudes soojeneb vesi intensiivsemalt, luues *T.bryosalmonae* vaheperemeestest sammalloomadele eriti sobilikud elutingimused. Veetemperatuuri tõustes suureneb ka haigustekitajatega nakatunud sammalloomade biomass (Okamura et al. 2011).

Proliferatiivse neeruhaiguse geograafilise analüüsi tulemusel selgub, et sarnaselt *E.crassumi*'ga leidub ka PKD haigustekitajaga kalu rohkem laius- ning pikkuskraadi

kasvades. Selline geograafiline jaotus on ilmselt tingitud asjaolust, et Kirde-Eesti rannikul on kõige suurem kontsentratsioon *T.bryosalmonae* esinemisega meriforelli kudejõgesid, nagu näiteks Mustoja, Altja, Vainupea jõgi (Dash & Vasemägi 2014). Jooniselt 31 selgub, et just antud regioonist sattus valimisse kõige rohkem haigustekitajaga kalu. Samuti võib tulemust mõjutada suurem isaste kalade osakaal antud regioonis, kelle hulgas oli *T.bryosalmonae* esinemine emaste omast sagedasem.

5.4 Koinfektsioon

Kuigi *T.bryosalmonae* 'ga nakatunud kaladel oli *E.crassum* 'i arvukus mõnevõrra suurem kui PKD haigustekitajata kaladel, ei olnud see erinevus statistiliselt oluline. Siiski oli enam kui 60 parasiitussiga kalad kõik proliferatiivse neeruhaiguse läbi põdenud. Selline *E.crassum* 'i arvukus ei oma ilmselt märgatavat negatiivset mõju peremeesorganismi tervisele. Kuna *E.crassum* 'i ning *T.bryosalmonae* infektsioonid muutuvad ägedamaks veetemperatuuri tõustes (Fahy 1979, Okamura et al. 2011), võib ka antud parasiitide koinfektsiooni kulg kõrgema veetemperatuuriga tõsisem olla. Siiski on täiskasvanud kalade puhul *T.bryosalmonae* infektsioon subkliinilises ehk varjatud faasis (Okamura et al. 2011), antud staadiumi patobioloogiat on vähe kirjeldatud. Kuna *E.crassum* 'i infektsiooni intensiivsus on ilmselt sesoonselt erinevate keskkonnatingimuste tõttu alla surutud (Fahy 1979), ei pruugi ka koinfektsiooni mõju olla märkimisväärne. Juhul kui merre laskuvad *T.bryosalmonae* 'ga nakatunud smoldid, kes on haiguse üle elanud, tabanduvad *E.crassum* 'i ga meres, mitte magevees, võib tekkida olukord, kus nende immuunvastus uuele parasiidile on pigem tugevam. Juhul kui noorjargud tabanduvad magevees sooleparasiitidega samaaegselt PKD infektsiooniga, võib koinfektsioon olla letaalsem. On leitud, et näiteks ümarussi *R. acuse* infektsiooniga forellid ei suuda proliferatiivsest neeruhaigusest nii edukalt paraneda kui ilma parasiitussideta kalad (Schmidt-Posthaus et al. 2013). Lisaks võib koinfektsiooni mõjul pidurduda forelli võime elimineerida *T.bryosalmonae* infektsiooni varjatud faasis (Abd-Elfattah et al. 2014).

KOKKUVÕTE

Aastatel 2014 – 2017 kogutud materjali analüüsimisel selgus, et peaaegu pooled valimis olnud Soome lahe täiskasvanud meriforellidest on proliferatiivse neeruhaiguse haigustekitaja, limaeosloom *T.bryosalmonae*’ga nakatunud. Parasiiti esines rohkem Kirde-Eestis, mis on ka loogiline, kuna suurimad haiguskolded asuvad antud regiooni forellijõgedes. Kuigi *T.bryosalmonae* esinemist ning PKD levikut forelli noorjarkude seas on antud regioonis ka varem uuritud, ei olnud lõplikult selge, kui suur osa täiskasvanud meriforellidest on haigustekitajaga nakatunud. Tähelepanuväärne on see, et nakatumine oli tihedam isaste kalade hulgas, selle põhjuseks võib olla isaste ja emaste kalade erinev jões viibimise aeg sigimiserandl. Siiski peab sellisel juhul olema täidetud eeldus, et täiskasvanud terved meriforellid *T.bryosalmonae*’ga nakatuvad. Kas ja kuidas täiskasvanud kalad *T.bryosalmonae* edasikandvust mõjutavad ning kas nad on haigustekitajale vastuvõtlikud, on veel ebaselge ning vajaks lisauuringuid.

Lõhilaste spetsiifilise paelussi, *E.crassum*’i tabandumise määr oli 94% koguvalimist, protsent jäi võrreldes kahe aasta taguse, 35 kala baasil tehtud uurimusega sisuliselt samaks. Kuigi invasiooni ekstensiivsus ehk parasiitidega nakatunud kalade hulk uuritud kaladest oli väga kõrge, invasiooni intensiivsus ehk parasiitide rohkus ühel kalal ja keskmine kogu grupil oli madal. *E.crassum*’i arvukuse tipp saavutatakse suvel ning miinimum on talvisel ajal. Kõige tõenäolisem on see, et sesoonselt varieeruvad keskkonnatingimused pärivad *E.crassum*’i elutsükli, mistõttu ei muutu infektsioon tõsiseks. Ei ole ka välistatud, et haiged ja tõsise infektsiooniga kalad praagitakse toiduahelas tippkiskjate poolt välja. Samuti on võimalik, et *E.crassum* on pärit merekeskkonnast ning anadroomse meriforelli rändespetsiifika tõttu ei jõua tsestoodid meriforelli soolestikus piisavalt intensiivselt paljuneda, et kalale tüsistusi tekitada.

Koinfektsioonil ei olnud märgatavat mõju kalade konditsioonile. Siiski on märkimisväärne, et kõige intensiivsemalt tabandunud kalad olid kõik ka *T.bryosalmonae* kandjad. Sellise sõltuvuse uurimiseks tuleks võrrelda koinfektsiooniga ning koinfektsioonita kalade hormonaalset tasakaalu, mis selgitaks võimalikke immunoloogilisi muutusi peremeesorganismis. Kuna *E.crassum*’i infektsiooni intensiivsus on ilmselt sesoonselt

erinevate keskkonnatingimuste tõttu alla surutud (Fahy 1979), ei pruugi ka koinfektsiooni mõju olla märkimisväärne.

Edasiste uuringute käigus peaks selgitama, kas *E.crassumi* päritolu on mage- või mereveeline. Selleks oleks vaja teostada parasitoloogilised uuringud smoltidele vahetult enne merre laskumist ning peale merre laskumist. Samuti on ebaselge, kas tsestoodide levik on sõltuvuses kala vanusest ning rändedünaamikast. Selle tarbeks on vaja teostada otoliidikeemia uuringud, mis annaksid vastuse kalade rändemustrite ning vanuse osas. Käesoleva uuringu käigus on selleks vajalik materjal kogutud. Kirjanduse andmetel *E.crassumi* arvukus peremeesorganismis pigem langeb ajaga, mis on otsene viide sellele, et tsestoodid on mereveelist päritolu, kuna forellide magevees viibimine (sigimistränne) pärsib *E.crassumi* elutegevust. Samuti on tõendatud, et merre laskunud smoldid tabanduvad alles soolases keskkonnas. Siiski on ebaselge *E.crassumi* kohastumine Soome lahe riimveelise keskkonnaga, kus seni on *crassumi* levikut meriforellipopulatsioonides vähe kirjeldatud.

Proliferatiivse neeruhaiguse levikumustrite kaardistamisel on tähtis mõista, kas täiskasvanud kalad on suutelised *T.bryosalmonae* spore eritama, mis on võimalised ka vaheperemeestest sammalloomi nakatama. Sellist katset oleks võimalik teostada kontrollitud tingimustes. Samuti on ebaselge *T.bryosalmonaega* nakatumise sooline erisus ning täiskasvanud kalade nakatumine haigustekitajaga hilisemas eas. Juhul kui haigustekitaja olemasolu on tulevikus võimalik määrata kala hukkamata, ei ole keeruline määrata kala nakatumist kuderändel ning jões talvitumisel.

Koinfektsiooni mõistmiseks tuleks tegeleda *T.bryosalmonae* subkliinilise faasi uurimisega ning samuti on tähtis välja selgitada *E.crassumi* päritolu. Kuigi koinfektsioonil puudub otsene mõju kala konditsioonile, võib *E.crassumi* esinemine langetada kala võimet paraneda *T.bryosalmonae* infektsioonist.

Kuna hetkel on kaetud kogu Soome lahe osa, on võimalik ka geograafiliselt uuringute regiooni suurendada. Uurimustöösse tuleks lisada ka Liivi lahe ning Lääne-Eesti populatsioonid.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Abd-Elfattah, A., Kumar, G., Soliman, H. and El Matbouli, M.** (2014). Persistence of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa) in chronically infected brown trout *Salmo trutta*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 111(1), pp.41-49.
- Acornley, R.** (1999). Water temperatures within spawning beds in two chalk streams and implications for salmonid egg development. *Hydrological Processes*, 13(3), pp.439-446.
- Anderson, C., Canning, E. and Okamura, B.** (1999). Molecular data implicate bryozoans as hosts for PKX (Phylum Myxozoa) and identify a clade of bryozoan parasites within the Myxozoa. *Parasitology*, 119(6), pp.555-561.
- Arula, T.** (2012) Ecology of early life-history stages of herring *Clupea harengus* membras in the northeastern Baltic Sea, Tartu: University of Tartu Press, 65 lk.
- Berg, O. and Berg, M.** (1989). The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes*, 24(1), pp.23-32.
- Bettge K., Wahli T., Segner H. & Schmidt-Posthaus H.** (2009) Proliferative kidney disease in rainbow trout: time- and temperature-related renal pathology and parasite distribution. *Diseases of Aquatic Organisms*, 83, pp.67–76.
- Bohlin, T., Dellefors, C. and Faremo, U.** (1996). Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. *Journal of Fish Biology*, 49(1), pp.157-164.
- Bowers, J., Mustafa, A., Speare, D., Conboy, G., Brimacombe, M., Sims, D. and Burka, J.** (2000). The physiological response of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., to a single experimental challenge with sea lice, *Lepeophtheirus salmonis*. *Journal of Fish Diseases*, 23(3), pp.165-172.
- Bristow, G. and Berland, B.** (1991). The effect of long term, low level *Eubothrium* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) infection on growth in farmed salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 98(4), pp.325-330.
- Buchmann, K., Bresciani, J., Pedersen, K., Ariel, E., Dalsgaard, I., Madsen, L.** (2009). *Fish Diseases: An Introduction*, Frederiksberg: Biofolia, 131 lk.

- Buckling, A. and Brockhurst, M.** (2008). Kin selection and the evolution of virulence. *Heredity*, 100(5), pp.484-488.
- Campana, S.E.** (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms, and applications. *Marine Ecology Progress*, 188, pp.263-297
- Canning, E., Curry, A., Feist, S., Longshaw, M. and Okamura, B.** (2000). A New Class and Order of Myxozoans to Accommodate Parasites of Bryozoans with Ultrastructural Observations on *Tetracapsula bryosalmonae* (PKX Organism). *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 47(5), pp.456-468.
- Chilmonczyk S., Monge D. & de Kinkelin P.** (2002) Proliferative kidney disease: cellular aspects of the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), response to parasitic infection. *Journal of Fish Diseases*, 25, pp.217–226.
- Clifton-Hadley, R., Richards, R. and Bucke, D.** (1986). Proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout *Salmo gairdneri*: Further observations on the effects of water temperature. *Aquaculture*, 55(3), pp.165-171.
- Dash, M. and Vasemägi, A.** (2014). Proliferative kidney disease (PKD) agent *Tetracapsuloides bryosalmonae* in brown trout populations in Estonia. *Diseases of Aquatic Organisms*, 109(2), pp.139-148.
- De Kinkelin, P., Okamura, B., Hedrick, R. and Baxa, D.** (2004). Malacosporean-like spores in urine of rainbow trout react with antibody and DNA probes to *Tetracapsuloides bryosalmonae*. *Parasitology Research*, 92(1), pp.81-88.
- Elliott, J.** (2002). *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford: Oxford University Press.
- El-Matbouli M. & Hoffman R.W.** (1994) Proliferative kidney disease (PKD) as an important myxosporean infection in salmonid fish. In: *Parasitic Diseases of Fish*. (Eds A.W. Pike & J.W. Lewis), pp. 3–15. Samara Publishing Limited, Tresaith, Wales.
- Fahy, E.** (1980). *Eubothrium crassum* in migratory trout, *Salmo trutta* L., in the sea. *Journal of Fish Biology*, 16(1), pp.99-104.
- Feist, S., Longshaw, M., Canning, E. and Okamura, B.** (2001). Induction of proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* via the bryozoan *Fredericella sultana* infected with *Tetracapsula bryosalmonae*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 45, pp.61-68.
- Feist, S., Peeler, E., Gardiner, R., Smith, E., Longshaw, M.** (2002). Proliferative kidney disease and renal myxosporidiosis in juvenile salmonids from rivers in England and Wales. *Journal of Fish Diseases*, 25(8), pp.451-458.

- Feist S.W., Longshaw M.** (2006) The Phylum Myxozoa. In: Fish Diseases and Disorders Vol. 1. (Ed P.T.K.Woo), pp. 230–296. CABI. Publishing, Wallingford,UK.
- Ferguson, H., Ball, H.** (1979). Epidemiological aspects of proliferative kidney disease amongst rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson in Northern Ireland. *Journal of Fish Diseases*, 2(3), pp.219-225.
- Grabner, D., El-Matbouli, M.** (2008). Transmission of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea) to *Fredericella sultana* (Bryozoa: Phylactolaemata) by various fish species. *Diseases of Aquatic Organisms*, 79, pp.133-139.
- Grabner, D., El-Matbouli, M.** (2010). *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea) portal of entry into the fish host. *Diseases of Aquatic Organisms*, 90(3), pp.197-206.
- Hanzelová, V., Scholz, T., Gerdeaux, D., Kuchta, R.** (2002). A comparative study of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* (Cestoda: Pseudophyllidea) parasites of Arctic charr and brown trout in alpine lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 64, pp.245-256.
- Haury, J., Ombredane, D., Baglinie` re, J.L.** 1999. The habitat of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in water courses. In: Baglinie` re, J.L. & Maisse, G., eds. Biology and ecology of the brown trout and sea trout. Berlin: Springer-Praxis Series in *Aquaculture and Fisheries*, pp.37–89.
- Hedrick, R., Kent, M., Smith, C.** (1986). Proliferative kidney disease in salmonid fishes. Washington, D.C.: U.S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Fisheries and Wetlands Research.
- Hedrick, R., MacConnell, E., de Kinkelin, P.** (1993). Proliferative kidney disease of salmonid fish. *Annual Review of Fish Diseases*, 3, pp.277-290.
- Heggenes, J.** (2002). Flexible Summer Habitat Selection by Wild, Allopatric Brown Trout in Lotic Environments. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(2), pp.287-298.
- Holzer, A., Sommerville, C., Wootten, R.** (2005). Molecular studies on the seasonal occurrence and development of five myxozoans in farmed *Salmo trutta* L. *Parasitology*, 132(02), p.193.
- Jokela, J., Schmid-Hempel, P., Rigby, M.** (2000). Dr. Pangloss restrained by the Red Queen - steps towards a unified defence theory. *Oikos*, 89(2), pp.267-274.

- Jonsson, B.** (1985). Life History Patterns of Freshwater Resident and Sea-Run Migrant Brown Trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114(2), pp.182-194.
- Jonsson, B., Gravem, F.** (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 14(4), pp.281-293.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E., Ingebrigtsen, P.** (2001). Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology*, 15(3), pp.310-317.
- Kalade taastootmise alased uuringud, 2012. aasta aruanne. (2013). Tartu: Eesti Maaülikooli Veterinaarmeditsiini ja Loomakasvatuse Instituudi Kalakasvatuse osakond. http://www.envir.ee/sites/default/files/2012_kalade_taastootmise_lepingu_aruanne_16plik_0.pdf (20.04.2018)
- Kalakasvatuseliku taastootmise raames Eesti vetesse asustatud kalade andmestik (2016). Keskkonnaministeerium. http://www.envir.ee/sites/default/files/lisa_1_asustamise_tabelid_teggevuskavale.pdf (20.04.2018)
- KALAKASVATUSLIKU TAASTOOTMISE TEGEVUSKAVA 2017 – 2019, perspektiiviga kuni 2023. (2017). Tartu: Eesti Maaülikool. http://www.envir.ee/sites/default/files/kalakasvatuseliku_taastootmise_teggevuskava_2017-2019.pdf (20.04.2018)
- Kangur, M., Paaver, T., Drevs, T., Turovski, A.** (2003). Fishes of Estonia. Tallinn. 416 lk.
- Kangur, M.** (2009) Meriforelli raamat, Tallinn: Kalastaja Raamat. 160 lk.
- Kennedy, C.R.** 1978a. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen. *J. Fish Biology*. 12:147–162.
- Kent M.L. & Hedrick R.P.** (1985) PKX, the causative agent of Proliferative Kidney Disease (PKD) in Pacific salmonid fishes and its affinities with the Myxozoa. *Journal of Parasitology*, 32, pp.254–260.
- Kent M.L., Khattra J, Hervio D-M.L., Devlin R.H.** (1998) Ribosomal DNA sequence analysis of isolates of the PKX myxo - sporean and their relationship to members of the genus *Sphaerospora*. *Journal of Aquatic Animal Health* 10: 12–21
- Klemetsen, A., Amundsen, P., Dempson, J., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M., Mortensen, E.** (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L.

- and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(1), pp.1-59.
- Klemme, I., Louhi, K., Karvonen, A.** (2016). Host infection history modifies co-infection success of multiple parasite genotypes. *Journal of Animal Ecology*, 85(2), pp.591-597.
- Knutsen, J., Knutsen, H., Gjosaeter, J., Jonsson, B.** (2001). Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology*, 59(3), pp.533-543.
- Kotob, M., Menanteau-Ledouble, S., Kumar, G., Abdelzaher, M., El-Matbouli, M.** (2016). The impact of co-infections on fish: a review. *Veterinary Research*, 47(1).
- Kristoffersen, K.** (1994). The influence of physical watercourse parameters on the degree of anadromy in different lake populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish*, 3(2), pp.80-91.
- Lahti, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J.** (2001). Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Animal Behaviour*, 62(5), pp.935-944.
- Landergren, P.** 2001. Sea trout *Salmo trutta* L., in small streams on Gotland; the coastal zone as a growth habitat for parr. PhD Thesis. Stockholm, Sweden: Stockholm University.
- Largiander, C.R., Estoup, A., Lecerf, F., Champigneulle, A., Guyomard, R.** 2001. Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Genetics Selection Evolution*, 33, pp.205–222.
- Le Morvan C., Troutaud D., Deschaux P.** (1998) Differential effects of temperature on specific and nonspecific immune defences in fish. *Journal of Experimental Biology*, 201, pp. 165–168.
- Longshaw M., LeDeuff R.M., Harris A.F., Feist S.W.** (2002) Development of Proliferative Kidney Disease (PKD) in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, following short-term exposure to *Tetracapsula bryosalmonae* infected bryozoans. *Journal of Fish Diseases*, 25, 443–449.
- Mackenzie, K.** (1999). Parasites as Pollution Indicators in Marine Ecosystems: a Proposed Early Warning System. *Marine Pollution Bulletin*, 38(11), pp.955-959.
- Martin, I., Dozin, B., Quarto, R., Cancedda, R., Beltrame, F.** (1997). Computer-based technique for cell aggregation analysis and cell aggregation in in vitro chondrogenesis. *Cytometry*, 28(2), pp.141-146.
- Mitchell, C., G.** (1993). Eubothrium. *Aquaculture information series*, 14. pp. 1-5.

- Morris, D., Adams, A., Richards, R.** (2000). In situ hybridisation identifies the gill as a portal of entry for PKX (Phylum Myxozoa), the causative agent of proliferative kidney disease in salmonids. *Parasitology Research*, 86(12), pp.950-956.
- Morris, D., Adams, A.** (2007). Sacculogenesis and sporogony of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea) within the bryozoan host *Fredericella sultana* (Bryozoa: Phylactolaemata). *Parasitology Research*, 100(5), pp.983-992.
- MORRIS, D., ADAMS, A.** (2008). Sporogony of *Tetracapsuloides bryosalmonae* in the brown trout *Salmo trutta* and the role of the tertiary cell during the vertebrate phase of myxozoan life cycles. *Parasitology*, 135(09).
- Næsje, T., Jonsson, B.** (1988). Impacted Stress: A Causal Agent of Reduced Whitefish (*Coregonus lavaretus*) Egg Incubation Time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(1), pp.27-31.
- Okamura, B., Wood, T.** (2002). Bryozoans as hosts for *Tetracapsula bryosalmonae*, the PKX organism. *Journal of Fish Diseases*, 25(8), pp.469-475.
- Okamura, B., Hartikainen, H., Schmidt-Posthaus, H., Wahli, T.** (2011). Life cycle complexity, environmental change and the emerging status of salmonid proliferative kidney disease. *Freshwater Biology*, 56(4), pp.735-753.
- Peiman, K., Birnie-Gauvin, K., Larsen, M., Colborne, S., Gilmour, K., Aarestrup, K., Willmore, W., Cooke, S.** (2017). Morphological, physiological and dietary covariation in migratory and resident adult brown trout (*Salmo trutta*). *Zoology*, 123, pp.79-90.
- Peters, L., Porte, C., Albaigés, J., Livingstone, D.** (1994). 7-ethoxyresorufin O-deethylase (EROD) and antioxidant enzyme activities in larvae of sardine (*Sardina pilchardus*) from the north coast of Spain. *Marine Pollution Bulletin*, 28(5), pp.299-304.
- Rannak, L., Arman, J., Kangur, M.** (1983). Lõhe ja meriforell. Tallinn: Valgus. 152 lk.
- Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group 2013 (WGBAST), 3 – 12 April, Tallinn, Estonia. – ICES CM 2013/ACOM:08.
- Roussel, J.M., Bardonnnet, A.** 1999. Ontogeny of diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout, *Salmo trutta*, in experimental channels: influence of food and predator presence. *Environmental Biology of Fishes*, 56, pp.253–262.
- Rubin, J., Glimsater, C., Jarvi, T.** (2005). Spawning characteristics of the anadromous brown trout in a small Swedish stream. *Journal of Fish Biology*, 66(1), pp.107-121.

- Saksvik, M., Nilsen, F., Nylund, A., Berland, B.** (2001) Effect of marine *Eubothrium* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) on the growth of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Journal of Fish Diseases*. Vol. 24, pp. 111-119
- Schmidt-Posthaus, H., Steiner, P., Müller, B., Casanova-Nakayama, A.** (2013). Complex interaction between proliferative kidney disease, water temperature and concurrent nematode infection in brown trout. *Diseases of Aquatic Organisms*, 104(1), pp.23-34.
- Sueiro, M., Bagnato, E., Palacios, M.** (2017). Parasite infection and immune and health-state in wild fish exposed to marine pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 119(1), pp.320-324.
- Tops S., Hartikainen H., Okamura B.** (2009) The effects of infection by *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa) and temperature on *Fredericella sultana* (Bryozoa). *International Journal for Parasitology*, 39, 1003–1010.
- Wahli, T., Knuesel, R., Bernet, D., Segner, H., Pugovkin, D., Burkhardt-Holm, P., Escher, M., Schmidt-Posthaus, H.** (2002). Proliferative kidney disease in Switzerland: current state of knowledge. *Journal of Fish Diseases*, 25(8), pp.491-500.
- Wootton, R.** (1998). *Ecology of teleost fishes*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Östergren, J., Rivinoja, P.** (2008). Overwintering and downstream migration of sea trout (*Salmo trutta* L.) kelts under regulated flows—northern Sweden. *River Research and Applications*, 24(5), pp.551-563.

LISAD

Proovi nr (ID)	Püügikoht	Kuupäev	Tw (g)	TL (cm)	Tüsedusindeks K	Sugu	Leid	Hulk	PKD EES	PKD TAGA
1 (888)	SPITHAMI	29.01.2017	699	41	1,01		E.crassum	15	—	—
2 (898)	LEETSE	26.01.2017	900	45	0,99		E.crassum	6	—	—
3 (884)	SPITHAMI	28.01.2017	3285	63,5	1,28	♀	0	0	—	+
4 (887)	SPITHAMI	28.01.2017	1280	50	1,02	♀	E.crassum	30	—	—
5 (893)	LEETSE	26.01.2017	620	38	1,13	♀	E.crassum	15	—	—
6	SPITHAMI	28.01.2017	1100	44	1,29	♀	0	0	—	—
7 (890)	SPITHAMI	28.01.2017	710	42,5	0,92	♀	E.crassum	3	—	—
8 (891)	LEETSE	26.01.2017	1180	48	1,07	♀	E.crassum	20	—	+
9 (889)	LEETSE	26.01.2017	710	42	0,96	♀	0	0	—	—
10 (892)	LEETSE	26.01.2017	1020	46	1,03	♀	E.crassum	26	—	—
11 (899)	LEETSE	26.01.2017	900	46	0,92	♀	E.crassum	4	—	—
12 (894)	LEETSE	26.01.2017	700	40	1,09	♀	E.crassum	10	—	+
13 (897)	SPITHAMI	29.01.2017	835	45	0,92	♀	0	0	—	—
14	LEETSE	26.01.2017	912	47	0,88	♀	0	0	—	—
15 (901)	LEETSE	13.10.2016	2585	63,5	1,01	♀	E.crassum	10	—	—
16 (909)	JUMINDA	13.11.2016	1300	51	0,98	♀	E.crassum	8	—	—
17 (885)	KOLVIKU	04.03.2017	1080	48	0,98	♀	E.crassum	3	—	—
18	ELBIKU	06.03.2017	1060	42	1,43	♀	E.crassum	4	—	—
19 (882)	KOLVIKU	04.03.2017	670	39	1,13	♀	E.crassum	30	—	+
20 (904)	ELBIKU	06.03.2017	965	45,5	1,02	♀	E.crassum	5	—	—
21 (905)	SPITHAMI	08.02.2017	1015	44	1,19	♀	E.crassum	10	—	—
22 (907)	KEIBU	01.03.2016	1300	50	1,04	♀	E.crassum	6	—	—
23 (910)	KEIBU	10.03.2017	2470	63	0,99	♀	E.crassum	50+	—	+
24 (903)	ELBIKU	06.03.2017	825	43	1,04	♀	E.crassum	1	—	—
25 (911)	KOLVIKU	04.03.2017	3250	67	1,08	♀	E.crassum	50+	—	+
26 (896)	LEETSE	17.10.2016	1210	50,5	0,94	♀	E.crassum	15	—	—
27 (881)	KOLVIKU	04.03.2017	550	37	1,09	♀	E.crassum	15	—	+
28 (900)	LEETSE	1310	52	0,93	♀	E.crassum	15	—	—	—
29 (906)	LOHUSALU	04.11.2016	1200	49	1,02	♀	E.crassum	14	—	+
30 (886)	ELBIKU	06.03.2017	450	36,5	0,93	♀	E.crassum	10	—	—
31	SPITHAMI	08.03.2017	920	41	1,33	♀	ÜMARUSSID	4	—	—
32 (902)	ELBIKU	06.03.2017	515	38	0,94	♀	E.crassum	25	—	—
33 (895)	LEETSE	08.01.2017	1150	50,5	0,89	♀	E.crassum	13	—	—
34 (908)	LEESI	13.11.2016	2400	63	0,96	♀	E.crassum	25	+	+
35	ALTJA	11.04.2017	1660	58	0,85	♀	E.crassum	30	—	—
36	LEETSE	10.01.2017	1715	53,5	1,12	♀	E.crassum	20	—	—
37	LEETSE	2000	55	1,20	♀	E.crassum	10	—	—	—
38	KEIBU	30.03.2016	4600	78	0,97	♀	E.crassum	50-60	—	—
39	ELBIKU	06.03.2017	1010	47	0,97	♀	E.crassum	5	—	—
40	JUMINDA	18.11.2016	1300	50	1,04	♀	E.crassum	8	—	—
41	KEIBU	10.03.2016	1220	50	0,98	♀	E.crassum	15	—	—
42	VASALEMMA JÕGI (ÄMARU)	09.05.2017	832	42	1,12	♀	0	0	—	+
43	ALTJA	22.04.2017	2370	65,5	0,84	♀	E.crassum	3	—	+
44	ALTJA	03.03.2017	1135	52	0,81	♀	E.crassum	13	—	—
45	KOLVIKU	03.03.2017	1000	48	0,90	♀	E.crassum	6	—	+
46	SPITHAMI	08.03.2017	975	42,5	1,27	♀	E.crassum	10	—	—
47	VASALEMMA JÕGI (laits)	20.04.2017	640	38	1,17	♀	0	0	—	—
48	SPITHAMI	11.03.2017	1320	48	1,19	♀	E.crassum	45+	—	—
49 (883)	NATTURI	24.05.2017	1810	56	1,03	♀	E.crassum	45+	—	+
50 (880)	ALTJA	10.05.2017	1798	57	0,97	♀	E.crassum	0	—	—
51 (879)	KOLVIKU	20.05.2017	2350	62	0,99	♀	0	0	—	—
52	KÄSMU LAHT	02.11.2017	1928	53,5	1,26	♀	E.crassum	20	—	+
53	MUSTOJA	24.09.2017	1500	49	1,27	♀	E.crassum	25	—	+
54	ERU LAHT	24.09.2017	2000	53,5	1,31	♀	E.crassum ja Ümarussid	40	2- >	—
55	ERU LAHT	24.09.2017	2100	51	1,58	♀	E.crassum	6	—	—
56	MUSTOJA	06.10.2017	1765	52	1,26	♀	E.crassum	40	—	+
57	MUSTOJA	06.10.2017	1940	52	1,38	♀	E.crassum	10	—	—
58	MUSTOJA	12.09.2017	2000	54	1,27	♀	E.crassum	20	—	+
59	ERU LAHT	24.09.2017	2160	54	1,37	♀	E.crassum	30	—	+
60	ERU LAHT	23.09.2017	2200	56	1,25	♀	E.crassum	12	—	—
61	MUSTOJA	24.09.2017	1300	47	1,25	♀	0	0	—	—
62	MUSTOJA	10.09.2017	1600	49	1,36	♀	E.crassum	10	—	+
63	MUSTOJA	10.09.2017	2000	51	1,51	♀	E.crassum	5	—	+
64	MUSTOJA	09.09.2017	2140	55,5	1,25	♀	E.crassum	20	—	—
65	KÄSMU LAHT	23.08.2017	1600	49	1,36	♀	E.crassum	30	—	—
66	MÄDALAHT	07.09.2017	1000	43	1,26	♀	E.crassum	30	—	+
67	KÄSMU LAHT	06.10.2017	1900	51	1,43	♀	E.crassum	25	—	—
68	MÄDALAHT	13.09.2017	1400	47	1,35	♀	E.crassum	24	+	+
69	MUSTOJA	12.09.2017	2300	55	1,38	♀	0	0	—	—
70	KÄSMU LAHT	12.09.2017	1300	45	1,43	♀	E.crassum	5	—	+
71	MUSTOJA	09.09.2017	1600	47	1,54	♀	E.crassum	7	+	+
72	MÄDALAHT	12.09.2017	1600	48,5	1,40	♀	E.crassum	45	—	—
73	ERU LAHT	22.09.2017	2580	56,5	1,43	♀	E.crassum	15	+	+
74	ERU LAHT	22.09.2017	1600	58,5	0,80	♀	E.crassum	16	—	—
75	KÄSMU LAHT	06.10.2017	2100	55,5	1,23	♀	E.crassum	20	—	—
76	MUSTOJA	12.09.2017	2900	62,5	1,19	♀	E.crassum	6	—	+
77	ERU LAHT	18.09.2017	3100	61,5	1,33	♀	E.crassum	11	—	—
78	ERU LAHT	18.09.2017	2400	57	1,30	♀	E.crassum	19	—	—
79	MÄDALAHT	12.09.2017	3000	61,5	1,29	♀	E.crassum	10	+	+
80	ERU LAHT	22.09.2017	4100	68	1,30	♀	E.crassum	25	—	—
81	ERU LAHT	07.09.2017	4950	70,5	1,41	♀	E.crassum	3	—	—
82	KÄSMU LAHT	09.09.2017	1800	52	1,28	♀	E.crassum	19	+	+
83	KÄSMU LAHT	09.09.2017	2000	52	1,42	♀	E.crassum	9	—	+
84	ERU LAHT	07.09.2017	1800	51	1,36	♀	E.crassum	22	—	—
85	MUSTOJA	11.09.2017	2800	61	1,23	♀	E.crassum	19	—	—
86	ERU LAHT	09.10.2017	2100	51	1,58	♀	E.crassum	9	—	+
87	ERU LAHT	09.10.2017	1800	51	1,36	♀	E.crassum	1	—	—
88	MÄDALAHT	07.09.2017	1400	46	1,44	♀	E.crassum	32	—	—
89	MÄDALAHT	12.09.2017	2300	55	1,38	♀	E.crassum	19	—	—
90	MÄDALAHT	12.09.2017	1700	51	1,28	♀	E.crassum	12	—	—
91	MUSTOJA	06.10.2017	1600	52	1,14	♀	E.crassum	16	—	+
92	MÄDALAHT	07.09.2017	1300	47	1,25	♀	E.crassum	21	—	—
93	MÄDALAHT	13.09.2017	1300	47	1,25	♀	E.crassum	21	—	—
94	MUSTOJA	12.09.2017	1700	50	1,36	♀	E.crassum	18	—	+
95	MUSTOJA	09.09.2017	1800	50	1,44	♀	E.crassum	35	—	+
96	MÄDALAHT	29.08.2017	1600	46	1,64	♀	E.crassum	51	—	—
97	KÄSMU LAHT	20.10.2017	1400	47	1,35	♀	E.crassum	16	—	+
98	MÄDALAHT	07.09.2017	1300	46	1,34	♀	E.crassum	40	—	—
99	MUSTOJA	12.09.2017	3100	62	1,30	♀	E.crassum	9	—	—
100	KÄSMU LAHT	09.09.2017	1700	50	1,36	♀	E.crassum	22	—	—
101	KÄSMU LAHT	07.09.2017	1500	48	1,36	♀	E.crassum	49	—	+
102	MUSTOJA	12.09.2017	2000	52	1,42	♀	E.crassum	14	—	—
103	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	08.09.2017	1780	50,5	1,38	♀	E.crassum	11	—	—
104	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	12.09.2017	1800	51	1,36	♀	E.crassum	12	—	—
105	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	07.09.2017	1600	48	1,45	♀	E.crassum	34	—	—
106	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	09.09.2017	1750	48	1,58	♀	E.crassum	42	—	—
107	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	08.09.2017	2000	52	1,42	♀	E.crassum	16	—	—
108	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	07.09.2017	2150	54	1,37	♀	E.crassum	37	—	+
109	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	08.09.2017	2200	52	1,56	♀	E.crassum	13	—	—
110	HARA LAHT (LÄÄNEMAA)	12.09.2017	1600	50	1,28	♀	E.crassum	12	—	—
111	MUSTOJA	11.09.2017	1500	49	1,27	♀	E.crassum	14	—	—
112	MUSTOJA	12.09.2017	1900	51	1,43	♀	E.crassum	16	—	—
113	MUSTOJA	12.09.2017	1800	51	1,36	♀	E.crassum	6	—	—
114	MÄDALAHT	11.09.2017	1800	48	1,63	♀	E.crassum	4	—	+
115	MÄDALAHT	11.09.2017	1500	46	1,54	♀	E.crassum	14	—	—
116	MÄDALAHT	11.09.2017	1700	50	1,36	♀	E.crassum	10	—	—
117	KÄSMU LAHT	09.09.2017	2100	52	1,49	♀	E.crassum	9	—	—
118	KÄSMU LAHT	09.09.2017	1400	45	1,54	♀	E.crassum	25	—	+
119	MUSTOJA	12.09.2017	1900	51,5	1,39	♀	E.crassum	23	—	+
120	MUSTOJA	12.09.2017	3100	64	1,18	♀	E.crassum	26	—	+
121	ERU LAHT	09.10.2017	2200	52	1,56	♀	E.crassum	27	—	—
122	MÄDALAHT	14.09.2017	1370	48	1,24	♀	E.crassum	56	—	—
123	MUSTOJA	09.09.2017	2800	58	1,44	♀	E.crassum	74	—	+
124	MÄDALAHT	12.09.2017	1880	51	1,42	♀	E.crassum	42	—	—
125	MÄDALAHT	10.09.2017	1400	46	1,44	♀	E.crassum	23	—	+
126	KÄSMU LAHT	09.09.2017	1500	47	1,44	♀	E.crassum	34	—	+
127	KÄSMU LAHT	09.09.2017	1300	46	1,34	♀	E.crassum	49	—	+
128	KÄSMU LAHT	13.09.2017	3600	62,5	1,47	♀	E.crassum	11	—	—
129	MÄDALAHT	09.09.2017	1480	47	1,43	♀	0	0	—	+
130	PEDASPEA (JUMINDA P)	2								

1 (647)	Paldiski lõunasadam	10.05.2015	1350	55	0,81	♀	E. Crassum	3	+	+
2 (640)	Kaberneeme	09.05.2015	2700	60	1,25	♀	E. Crassum	33	+	+
3 (644)	Kolviku	11.05.2015	2710	65	0,99	♂	E. Crassum	13	-	-
4 (643)	Leetse	07.12.2014	2150	57	1,16	♂	E. Crassum	33	-	-
5 (646)	Tsitre	05.05.2015	1200	52	0,85	♀	E. Crassum	10	-	-
6 (650)	Leetse	26.02.2015	3000	67	1,00	♀	E. Crassum	2	-	-
7	Leetse	26.01.2015	2750	63,5	1,07	♀	E. Crassum	1	-	+
8 (651)	Kolviku	05.04.2015	1100	50	0,88	♀	E. Crassum	7	-	-
9	Leetse	05.02.2015	1340	52	0,95	♂	E. Crassum	33	-	+
10 (638)	Viinistu	15.02.2015	3500	68	1,11	♀	E. Crassum	37	-	+
11 (645)	Suurupi	10.05.2015	2680	63	1,07	♂	E. Crassum	8	+	-
13 (652)	Mustoja	12.12.2015	1760	57	0,95	♀	E. Crassum	4	-	+
14 (641)	Rutja	30.10.2015	1600	58	0,82	♀	E. Crassum	30	-	-
15	Mustoja	12.12.2015	2085	64,5	0,78	♀	E. Crassum	7	+	-
16 (648)	Vihterpalu	19.08.2015	1480	50	1,18	♀	E. Crassum	4	-	-
17 (642)	Vasalemma jõgi (Ämari)	09.08.2015	1450	51,5	1,06	♀	E. Crassum	10	+	+
18 (639)	Rutja	30.10.2015	1800	56	1,02	♀	E. Crassum	30	-	-
19	Neeme	01.10.2015	1500	52	1,07	♂	E. Crassum	12	-	-
20 (649)	Viinistu	20.12.2014	1730	54	1,10	♀	E. Crassum	1	-	-
21	Kolviku	05.04.2015	1630	62	0,68	♀	E. Crassum	20	-	-
22	Leesi	25.09.2015	1500	52	1,07	♀	E. Crassum	30	-	-
23	Tapurla	20.09.2015	2500	60	1,16	♀	E. Crassum	40	-	-
24 (637)	Rutja	16.11.2015	2080	60	0,96	♀	E. Crassum	50	-	+
25	Kopisi saar	11.10.2015	1360	51	1,03	♀	E. Crassum	10	-	-
26	Juminda	28.10.2015	1660	53	1,12	♀	E. Crassum	3	-	-
27	Lohusalu	08.10.2015	1600	55	0,96	♀	E. Crassum	25	-	-
28	Lohusalu	08.10.2015	2540	61	1,12	♀	E. Crassum	15	-	+
29	Naissaar	17.10.2015	1500	50	1,20	♂	E. Crassum	1	-	-
30	Naissaar	17.10.2015	1700	53	1,14	♀	E. Crassum	30	-	-
31	Koipsi saar	11.10.2015	2300	59	1,12	♀	E. Crassum	15	-	-
32	Kopisi saar	08.10.2015	1380	51	1,04	♀	0	0	-	-
33	Leetse	04.12.2015	1300	51	0,98	♀	0	0	-	-
34	Lohusalu	25.02.2016	2050	60	0,95	♀	E. Crassum	33	-	-
35	Leetse	23.02.2016	1300	52	0,92	♀	E. Crassum	16	-	+
36	Hara laht	15.12.2015	1400	52	1,00	♀			-	+
37	Hara laht	20.11.2015	2000	60	0,93	♀			-	-

Lisa 2: 2014 – 2016 kogutud proovide koondtabel (erakogu).

Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks ning juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Mina, Magnus Lauringson,

(15.11.1990; 39011152718)

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö
PROLIFERATIIVSE NEERUHAIGUSE JA SOOLEPARASIITIDE ESINEMINE
SOOME LAHE MERIFORELLIL, mille juhendaja on Priit Päkk, PhD

1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,

1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja

1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor

allkiri

Tartu, 17.05.2018

Juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)